ISSN 0181-1584

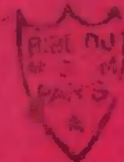
CRYPTOGAMIE

MYCOLOGIE



TOME 3 Fascicule 4 1982

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12 RUE DE BUFFON, 75005 PARIS



PUBLICATION TRIMESTRIELLE SUBVENTIONNÉE PAR LE CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

SOMMAIRE

Les manuscrits doivent être adressés à Madame M.F. ROQUEBERT, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue de Buffon, 75005 Paris.

CRYPTOGAMIE

MYCOLOGIE

TOME 3 Fascicule 4 1982

Ancienne Revue de Mycologie. Dirigée par Roger HEIM



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION : Madame J. NICOT.
ADMINISTRATION : Mme LOCQUIN-LINARD M. et M. ZAMBETTAKIS Ch.
SECRÉTAIRE DE RÉDACTION : Mme M.F. ROQUEBERT. ÉDITEUR : A.D.A.C.



CRYPTOGAMIE MYCOLOGIE

CONTENTS

(Tome 3, Fasc. 4, 1982)

Les 7 premiers articles de ce fascicule sont consacrés au 22ème Colloque de la Société Française de Phytopathologie tenu à Le Rheu (I.N.R.A., Rennes) les 13, 14 et 15 mai 1982 :

RÉSISTANCE AUX MALADIES ET AMÉLIORATION DES PLANTES

After considering biological and genetical basis of partial resistance, it is incorrect to say that monogenic, specific, vertical and non durable resistance are identical concepts. In the similarly polygenic, non specific, horizontal and durable resistance, no longer cannot be considered identical. Durability of a given resistant gene cannot be done a priori. This requires exposure and observation of resistant genes during a long time and under varying pathogen populations and environmental conditions. Furthermore, the durability of a gene is not an absolute for it depends on the strategy of its use whether alone or combined with other resistance factors and whether or not it is used in combination with chemical protection.

INTRODUCTION

De la masse et de la diversité des travaux effectués au cours des dernières années dans le domaine des recherches sur la résistance des plantes aux maladies, de grandes orientations se dégagent. La première est que la résistance variétale tend à s'affirmer de plus en plus comme une composante essentielle des systèmes de lutte intégrée, c'est-à-dire une méthode de lutte dont l'emploi est à raisonner parmi un ensemble d'autres procédés. Ceci découle du fait que la résistance n'est plus considérée aujourd'hui comme une panacée susceptible de résoudre un jour la plupart des problèmes parasitaires ni comme vouée inéluctablement à l'échec en raison de l'adaptation des parasites aux gènes de résistance. Dans un tel contexte, les sélectionneurs sont amenés à exploiter non seulement des résistances absolues ou de haut niveau mais aussi des résistances partielles ou incomplètes dont l'utilisation doit permettre de réduire le nombre de traitements chimiques. Dans tous les cas, il est en outre devenu essentiel que ces résistances aient une action durable dans le temps. Ceci pose des problèmes de méthodologie de sélection ou d'utilisation en pratique des résistances.

La réalisation de ces trois objectifs interdépendants que constituent l'exploitation de résistances partielles, l'amélioration de la durabilité des résistances et l'intégration de la lutte génétique aux autres méthodes de lutte est soumise à des nombreuses contraintes. Celles-ci tiennent souvent à la logique même du développement des systèmes de culture des différentes espèces végétales. Nous tenterons d'analyser, au cours de l'exposé, le contenu de ces objectifs et de leurs contraintes en soulignant que les concepts relatifs à la nature des interactions hôte-parasite peuvent être énoncés aujourd'hui avec moins de dogmatisme.

I. — RÉSISTANCE VARIÉTALE ET LUTTE INTÉGRÉE

Ne pouvant être exhaustif, l'exposé sera limité à l'étude du modèle constitué par la lutte génétique et la lutte chimique dans leurs inter-relations. Il tentera de dégager les raisons qui, jusqu'à présent, ont concouru à opposer ces deux méthodes puis d'indiquer par quelles voies on peut envisager de les valoriser réciproquement notamment réduire significativement le nombre de traitements

chimiques grâce à l'introduction de caractères de résistance dans les variétés.

1) Analyse de la situation actuelle

Les cas où la lutte génétique et la lutte chimique sont utilisées en complémentarité correspondent le plus souvent à des situations où on traite chimiquement les maladies vis-à-vis desquelles on ne dispose d'aucune source de résistance chez la plante et où les variétés possèdent une résistance à l'égard de parasites incontrôlable par d'autres méthodes (certaines maladies virales ou certains parasites telluriques). Cette complémentarité n'est harmonieuse qu'en apparence car elle ne peut masquer les défauts pouvant être inhérents à chacune des deux méthodes (coûts de la lutte chimique, résidus de pesticides, développement de souches de parasites adaptées aux pesticides ou aux gènes de résistance).

Plus souvent, pour lutter contre un parasite donné, l'agriculteur peut avoir à sa disposition le choix des deux méthodes. Plusieurs raisons l'amènent généralement à retenir la solution chimique : son attachement à des types variétaux bien connus s'il sait en maîtriser la protection phytosanitaire, son hésitation à retenir une variété nouvelle dont la qualité essentielle serait la résistance. Cette hésitation est justifiée par le fait que la longue durée nécessaire à l'introduction d'un caractère de résistance dans une variété est peu compatible avec la fréquence des renouvellements variétaux imposés par diverses exigences économiques ou agronomiques. Les variétés résistantes peuvent ainsi donner l'impression d'une certaine inadéquation aux exigences du moment. S'il paraît essentiel que le sélectionneur pour la résistance fasse une évaluation pertinente des besoins variétaux du futur, il faut reconnaître qu'une telle appréciation est particulièrement délicate chez les plantes pérennes en raison de la durée des générations (5 ans chez le Pommier, 18 mois chez la Vigne, 9 mois seulement chez le Blé).

En dépit de ces facteurs défavorables à la voie génétique le choix de la voie chimique présente aussi des limites : outre les inconvénients déjà évoqués des pesticides, il apparaît de plus en plus que le coût des traitements est assimilé à une prime d'assurance qu'on accepte de payer non pas en fonction des véritables risques d'accidents mais selon l'importance des prévisions de revenus. Ainsi, ces coûts qui peuvent être considérés comme modiques eu égard aux pertes économisées, ne sont pas acceptables par tous : Pays du Tiers-Monde mais aussi certaines productions des pays occidentaux (ex : lutte contre le *Botrytis cinerea* dans les vignobles produisant du vin de consommation courante). Par ailleurs, les productions qui constituent un trop faible marché porteur pour les firmes ne font pas l'objet de demandes d'homologation des spécialités phytosanitaires. Pour les mêmes raisons de rentabilité, la recherche de molécules nouvelles ne concerne que certaines espèces limitées d'importance mondiale (Coton, Maïs, Soja, Riz, Céréales, Vigne). Si l'on ajoute à ces constats les phénomènes d'acquisitions de résistance aux fongicides qui ont concerné plusieurs grands groupes de molécules dans le passé récent (benzimidazoles, imides cycliques, acylalanines), on peut dire aujourd'hui que la lutte chimique a atteint

une période charnière de son évolution. Il sera nécessaire, dans le futur, de raisonner davantage son utilisation.

L'attrait immédiat du cultivateur pour les pesticides évoluera probablement vers une attitude plus critique. Il sera, dans cette perspective, de plus en plus fait appel aux potentialités génétiques de résistance des plantes.

2) Perspectives d'utilisation complémentaire des traitements chimiques et de la résistance variétale pour lutter contre les maladies.

Le nombre de recherches ou d'expérimentations réalisées aujourd'hui pour préciser l'intérêt du cumul de ces deux méthodes de lutte évolue significativement. L'objectif des stratégies de cumul est de réduire le nombre de traitements chimiques, tout en maintenant le niveau de protection du végétal, grâce à une élévation du niveau de résistance des plantes, ceci tout en limitant les risques d'apparition de souches d'agents pathogènes adaptées aux pesticides ou aux gènes de résistance.

Plusieurs exemples de telles stratégies ont ainsi déjà été proposés.

a) Combinaison lutte chimique - gènes faibles de résistance absolue.

Sur le plan épidémiologique, dans le cas des maladies à intérêts composés, l'adaptation d'une race de parasite de résistance se traduit par un retard dans le développement des épidémies égal à un temps TR. Un traitement fongicide réalisé en début de végétation peut permettre de retarder le délai d'adaptation d'un temps TF égal à la durée de fongistase. Si TR + TF est supérieur à la durée de végétation de la culture, les risques de maladie deviennent nuls (CLERJEAU et al., 1981). Cette stratégie est proposée dans le cas de la lutte contre le *Bremia* de la Laitue où 8 gènes de résistance ont déjà été surmontés (CRUTE, 1979).

Des stratégies beaucoup plus élaborées sont proposées par WOLFE (1981) pour lutter contre l'Oïdium de l'Orge. Cet auteur suggère d'utiliser les variétés multilignées en laissant inutilisée l'une des composantes tous les ans et de traiter à l'éthirimol les semences de cette composante lors de la dernière année de son utilisation (Fig. 1).

	COMPOSANTES			
1 ère année	$A_{(F)}$	B	C	–
2ème année	–	$B_{(F)}$	C	D
3ème année	A	–	$C_{(F)}$	D
4ème année	A	B	–	$D_{(F)}$

(F) : traitement de semence à l'éthinimol.

Fig. 1. – Utilisation du traitement des semences chez une variété d'Orge multilignée résistante à l'Oïdium, selon WOLFE (1981).

Ces exemples, encore théoriques, montrent que la lutte chimique peut permettre d'accroître la durabilité des gènes faibles et donc, que la force d'un gène est une notion relative dont l'appréciation découle du mode d'utilisation de ce gène.

b) Combinaison lutte chimique - gènes de résistance partielle.

Des résultats de plus en plus nombreux indiquent que la lutte chimique et l'augmentation de la résistance générale des plantes peuvent aboutir à des effets additifs. Ainsi, chez la Pomme de terre, FRY (1975, 1978) a pu chiffrer le gain conféré par l'accroissement de résistance au Mildiou en poids de mancozèbe économisé par hectare cultivé. Chez l'Orge, SLOOTMAKER et al. (1975) ont pu montrer que le taux d'attaques d'Oïdium était identique chez une variété sensible traitée à forte dose, une variété non traitée possédant un haut niveau de résistance ou une variété partiellement résistante traitée avec de faibles doses de fongicide. Des résultats du même type ont été obtenus dans la lutte contre *Phytophthora capsici* sur Poivron à l'aide du phoséthyl-Al par CLERJEAU et al (1981).

L'ensemble des exemples présentés montre que, si une source de résistance donnée ne présente pas un intérêt suffisant pour être exploitée individuellement (faible niveau ou risque élevé de faillite), certains modes d'utilisation peuvent permettre sa valorisation. Outre la lutte chimique, certaines méthodes culturales agissant sur l'épidémiologie des agents pathogènes peuvent également assurer la valorisation des gènes de résistance. C'est le cas notamment du paillage plastique dans la lutte contre le virus de la Mosaïque du Concombre chez le Melon (LECOQ et PITRAT, 1982), ou des rotations culturales dans la lutte contre les nématodes (RIVOAL, 1979). Chez des variétés de Céréales (Blé ou Avoine) résistantes aux nématodes par exemple, le niveau de résistance exploité ne permet pas de résoudre en une seule année les problèmes nématologiques. En revanche, il permet d'abaisser fortement, à moyen ou à long terme, la nocivité des parasites (RIVOAL, 1979).

c) Approche nécessaire pour une réduction significative des traitements au niveau d'une culture

Les traitements chimiques appliqués aux cultures font généralement appel à des pesticides polyvalents agissant simultanément sur plusieurs maladies. L'introduction dans les variétés, d'une résistance à l'une de ces maladies, la plus importante par exemple, ne permet en fait de limiter significativement les traitements que si les autres maladies impliquent peu d'interventions.

La nécessité, toutefois, de maintenir une certaine couverture fongicide pour lutter contre ces maladies peut présenter un intérêt : améliorer la durabilité du gène de résistance introduit, permettre un effet additif avec ce gène. Il est possible, dans ces conditions, d'exploiter une résistance incomplète, le problème étant alors de déterminer le programme de traitement minimum le plus adéquat qui devra assurer un soutien efficace à la résistance tout en étant suffisamment efficace à l'égard des autres maladies (ex : lutte contre l'alternariose chez les

variétés de Tomate résistantes au Mildiou, à l'aide de dithiocarbamates).

En fait, une réduction notable du nombre de traitements sur les cultures faisant l'objet d'interventions nombreuses ne peut être obtenue qu'au prix de l'introduction de résistances de haut niveau à l'égard des maladies les plus dommageables et de résistances partielles vis-à-vis des parasites secondaires. C'est dans cette direction que sont conduits actuellement en France les travaux de sélection chez la Vigne (une bonne résistance au Mildiou associée à une moindre sensibilité à l'Oïdium, au Black-rot, au *Botrytis* et à l'anthracnose devraient réduire à deux applications seulement les interventions chimiques). Chez le Pommier, l'objectif poursuivi est d'associer au gène Vf de résistance à la tavelure, une moindre sensibilité à l'Oïdium et au Puceron cendré (LESPINASSE et al., 1976; OLIVIER et MARTIN, 1979).

En résumé, il ressort de ces éléments que l'introduction de caractères de résistance dans une variété doit être réfléchie en fonction de toutes les implications qu'elle détermine au niveau de la culture. Ces implications sont quelquefois difficiles à apprécier lorsque les agents pathogènes que l'on veut combattre interviennent dans des complexes parasitaires ou sont antagonistes d'autres agents pathogènes (ex : le cas du *Cercosporella herpotrichoides* et de *Rhizoctonia solani* chez le Blé).

3) Nécessité d'une analyse prospective de l'évolution des cultures pour l'amélioration de la résistance des plantes.

Si l'introduction de caractères de résistance ou de moindre sensibilité dans une variété doit être conçue dans la perspective de l'évolution des autres méthodes de lutte qui en découlera, elle doit aussi tenir compte de plus en plus des conséquences prévisibles au plan phytosanitaire de l'évolution des techniques culturales ou des propriétés agronomiques des nouvelles variétés. C'est donc une œuvre de prospective que doit faire le sélectionneur s'il souhaite éviter d'apporter avec trop de retard la réponse à un problème par la voie génétique.

Plusieurs domaines peuvent servir d'exemple :

– L'une des conséquences de l'intensification des cultures céréalières, en particulier la monoculture, est l'accumulation dans le sol des germes pathogènes se conservant dans les résidus de paille. Si l'on souhaite ne pas rendre ces cultures trop dépendantes des traitements chimiques dans le futur, il convient donc d'améliorer conjointement les caractères de qualité ou de productivité et les caractères de résistance. Sachant qu'il existe une relation inverse entre la hauteur des pailles et la sensibilité à la septoriose (TROTTET, MERIEN, 1982), il est aisé de deviner les conséquences qu'il y aurait à créer des variétés à paille courte très productives mais plus sensibles au parasitisme (septoriose mais aussi fusariose et cecydomie).

– En arboriculture fruitière, la création de porte-greffes de Pommier mieux adaptés aux conditions d'asphyxie du sol entrainera nécessairement une extension des cultures vers des zones particulièrement propices aux *Phytophthora*

donc un développement de ces parasites si une moindre sensibilité n'est pas associée à la résistance à l'asphyxie.

— L'amélioration des variétés de Tomate pour une meilleure adaptation à la récolte mécanique devrait être menée conjointement avec l'introduction de caractères de moindre sensibilité aux *Alternaria*, parasites particulièrement agressifs sur les fruits surmuris récoltés mécaniquement.

En conclusion, sans faire preuve d'un idéalisme excessif, on pourrait émettre le vœu que les variétés nouvelles ne soient pas plus sensibles que leurs ascendantes. Cet objectif minimum qui devrait être celui de tous les sélectionneurs implique de conduire certains programmes d'amélioration dans des parcelles peu protégées chimiquement. Dans le cas contraire d'une couverture chimique maximum, on risque de perdre des gènes mineurs et rendre ainsi les végétaux de plus en plus dépendants de la phytopharmacie. Si dans le passé, on a négligé cet aspect c'est sans doute parce qu'on savait mal apprécier l'action des gènes mineurs de résistance partielle ou leurs possibilités d'exploitation en pratique.

II. — PROPRIÉTÉS DES RÉSISTANCES PARTIELLES

L'intérêt d'exploiter des résistances partielles dans les programmes de sélection ayant été souligné, il convient d'en préciser ici les principales propriétés.

1) Définition.

Par opposition aux résistances absolues qui inhibent totalement la multiplication des agents pathogènes, les résistances partielles ou résistances incomplètes ne font que réduire le taux d'infection apparent des plantes. C'est au niveau du développement des épidémies que leur effet est le plus notable.

Dans le cas des maladies à intérêts composés (plusieurs cycles successifs de multiplication), VAN DER PLANK (1975) a attribué à de telles résistances la terminologie de résistances horizontales, résistances considérées par ROBINSON (1976) comme non spécifiques, donc durables. Pour beaucoup, leur support génétique est polygénique.

Par le biais des assimilations on a eu tendance, au cours de la dernière décennie, à cataloguer les résistances des plantes en deux catégories : les résistances horizontales, polygéniques, non spécifiques, durables ralentissant le développement des épidémies et les résistances verticales, monogéniques, spécifiques, non durables retardant seulement le début des épidémies. Les connaissances acquises aujourd'hui sur le déterminisme des résistances partielles permettent de considérer comme simpliste cette appréciation manichéenne de la nature.

2) Composantes des résistances partielles

Plusieurs facteurs peuvent contribuer à réduire la gravité d'une maladie : la résistance à l'infection, à la colonisation des tissus ou à la reproduction de

l'agent pathogène. Le cumul de ces facteurs de résistance aboutit chez les plantes à une réduction du nombre de lésions lesquelles apparaissent plus tardivement, sont plus petites ou produisent moins d'inoculum. Souvent, ces résistances sont conditionnelles c'est-à-dire conditionnées par les paramètres du milieu (température, lumière, nutrition par ex).

a) Nature et mesure des composantes de résistance partielle

Les composantes généralement prises en compte dans les programmes de sélection sont :

– La fréquence d'infections (F.I.). Celle-ci peut être mesurée par le nombre d'infections positives par unité de surface. Cette composante est fréquemment influencé par l'âge de la plante ou de l'organe. Dans le cas de maladies virales, elle peut être influencée par le vecteur.

– La période de latence (P.L.). La durée de cette période est assez souvent correllée avec celle de la période d'incubation (P.I.). Dans certains cas, la mesure de P.I. est plus aisée que celle que P.L. par exemple chez le Blé infecté par *Septoria nodorum* (RAPILLY et al., 1981).

– La production de particules infectieuses, spores de champignons par ex., (P.S.). Cette composante est généralement difficile à mesurer car elle varie dans le temps. Elle peut être exprimée par unité de surface de feuille mais, dans la mesure où P.S. peut dépendre de la taille des lésions, on peut aussi l'exprimer par unité de surface de lésion ou de surface sporulante. Par commodité, on apprécie souvent P.S. sur des plantes au stade plantule, en conditions contrôlées. Ce stade n'est cependant pas toujours représentatif.

D'autres composantes peuvent faire l'objet d'importantes différences entre variétés, telles que la durée de période infectieuse ou la vitesse d'extension des lésions. Ce sont les caractéristiques de chaque maladie ou les particularités du comportement de certaines variétés qui doivent déterminer le choix des composantes à mesurer. En plein champ, leur appréciation est quelquefois délicate en raison des interactions entre parcelles qui aboutissent à une sous-estimation des résistances dans les petites parcelles. Dans de telles conditions, cependant, le rang de classement des variétés mises en comparaison n'est pas modifié.

b) Interactions entre composantes.

Chez la plupart des couples hôte-parasite, les diverses composantes de résistance sont étroitement associées. On observe alors que les variétés les plus résistantes sont celles chez qui FI et PS sont les plus faibles et PL le plus élevé. C'est le cas des composantes de résistance de l'Orge à *Puccinia hordei* (PARLEVLIET, 1979) ou de la Pomme de terre à *Phytophthora infestans* (UMAREUS, 1970; UMAREUS et LINHNELL, 1976).

Il y a cependant des exceptions. Par exemple, chez l'Orge contaminée par *Rhynchosporium secalis* (HABGOOD, 1977), la taille des lésions et la période de latence ne varient pas selon les variétés. Des différences importantes portent, en revanche, sur le taux de production de spores.

Lorsque certaines composantes sont mieux correllées que d'autres avec la résistance observée au champ, le programme de sélection doit prendre en compte le ou les paramètres les plus significatifs choisis en fonction des facilités d'appréciation et à un stade où on peut établir les plus grandes différences entre variétés. Chez l'Avoine, par exemple, pour apprécier les différences de sensibilité à *Ditylenchus dipsaci*, il est préférable de mesurer le taux de multiplication du nématode dans les tissus plutôt que l'intensité du gonflement de l'hôte (RIVOAL et al., 1978). Chez le Blé, RAPILLY et al. (1981) ont pu montrer après des études de simulation et l'analyse de résultats d'inoculations artificielles que la période d'incubation est le facteur le plus aisément mesurable qui puisse le mieux rendre compte du niveau de résistance des variétés à *S. nodorum*.

3) Déterminisme génétique - spécificité des résistances partielles

Si la grande majorité des cas étudiés a permis de montrer que les résistances partielles sont déterminées par l'action cumulative de nombreux gènes mineurs, plusieurs exemples de résistance partielle à support monogénique sont également connus : résistance à la Cladosporiose conférée par les gènes Cf1 ou Cf3 chez la Tomate (BOUKEMA, GARRETSEN, 1975) ou résistance du Maïs à *Helminthosporium turcicum* due aux gènes Ht1 et Ht2 (CALUB et al., 1973). Certains auteurs attribuent ces résistances à l'action résiduelle de gènes majeurs surmontés par des races adaptées d'agents pathogènes.

Le nombre de gènes qui conditionne la résistance d'une variété ne peut, d'autre part, permettre de conclure sur la spécificité de cette résistance c'est-à-dire sur l'existence de races physiologiques virulentes sur cette variété. En effet, si de nombreux auteurs ont longtemps pensé que la nature polygénique d'une résistance impliquait, presque par définition, l'absence d'interactions différentielles entre les génotypes de l'hôte et ceux de l'agent pathogène, les résultats obtenus par CATEN (1974) et LATIN et al. (1978) sur le couple Pomme de terre / *P. infestans*, par PARLEVLIET (1978) sur le couple Orge / *Puccinia hordei*, par POCHARD et DAUBEZE (1980), sur le couple Piment / *P. capsici* montrent qu'il peut exister des pathotypes spécifiquement adaptés à certains gènes mineurs de l'hôte. A partir d'un exemple théorique, PARLEVLIET et ZADOKS (1977) ont d'ailleurs pu mettre en évidence par le calcul que les interactions différentielles entre gènes mineurs de l'hôte et du parasite peuvent se traduire par des effets observables non spécifiques lorsqu'on confronte une gamme de variétés.

Ces données indiquent qu'il est probablement vain de vouloir opposer les gènes mineurs et les gènes majeurs par des critères autres que le niveau de résistance qu'il confèrent aux plantes. Le fait qu'une résistance soit partielle ne permet pas de conclure a priori sur le nombre de gènes qui la conditionnent, ni sur sa spécificité donc sur le risque d'apparition de pathotypes qui viendront éroder son efficacité.

Enfin, si l'on observe que des propriétés telles que la réduction des fréquences d'infection ou de la production de spores et telles que l'augmentation de la

période de latence qui caractérisent habituellement les résistances partielles sont des facteurs qui, sur le plan épidémiologique, déterminent soit un retard dans le développement des maladies (critères de résistance verticale), soit un ralentissement de leur développement (critère de résistance horizontale), on doit conclure, comme CLIFFORD (1975) et PARLEVLIET (1978), que l'opposition entre ces deux types (vertical et horizontal) est tout à fait arbitraire.

III. – DURABILITÉ DE L'EFFICACITÉ DES GENES DE RÉSISTANCE

C'est tout particulièrement dans le domaine des espèces pérennes ligneuses que se justifie la nécessité d'exploiter des résistances ayant une efficacité stable dans le temps, compte-tenu de la durée d'implantation des vergers ou des vignobles. Dans la mesure où, cependant, l'appréciation de la durabilité ne peut être faite que à posteriori, c'est-à-dire après plusieurs années d'exposition du ou des gènes aux populations parasitaires, il est essentiel que la résistance soit introduite dans des types variétaux de très grande qualité afin qu'en cas de faillite de la résistance, la variété demeure suffisamment intéressante.

Dans le domaine des plantes annuelles, la notion de long terme attachée à celle de durabilité peut paraître, en première analyse, sans intérêt eu égard aux renouvellements fréquents de variétés imposés par l'évolution des types de production ou des exigences des consommateurs. Le temps nécessaire à l'introduction de caractères de résistance dans un type variétal donné peut même quelquefois être supérieur au temps pendant lequel la variété restera attractive. Cela n'est cependant pas une loi générale : certains types variétaux ont une bonne pérennité et certaines résistances peuvent être exploitées rapidement. Lorsque le sélectionneur a, par exemple, créé plusieurs variétés nouvelles résistantes, mais dépassées sur le plan agronomique, il dispose néanmoins d'un matériel amélioré utilisable pour un second cycle de sélection. Ainsi, en croisant de telles variétés, il peut obtenir des types nouveaux résistants sans même devoir pour cela réaliser d'inoculations artificielles (CLERJEAU et al., 1979).

Si la durabilité en pratique des gènes introduits dans les variétés dépend en partie de la gestion (ou stratégie) de leur utilisation dans le temps ou dans l'espace, en combinaison avec d'autres méthodes de lutte, elle dépend aussi d'autres facteurs inhérents au travail du sélectionneur que MESSIAEN (1981) appelle tactique d'utilisation des gènes de résistance. Les éléments de tactique les plus fréquemment exploités consistent dans :

– ***Le choix de gènes ou de systèmes de gènes «forts»***

La «force» des gènes peut être appréciée par la recherche de souches d'agents pathogènes virulentes à l'égard de ces gènes. Cette recherche peut consister à isoler dans la nature un maximum d'isolats puis à les inoculer sur une collection d'hôtes différentiels ou bien à exposer dans la nature, les différents gènes dont on dispose sous une forte pression d'inoculum de populations variées. C'est la technique des vergers pièges que LESPINASSE et al. (1979) ont retenu pour éprouver la solidité des gènes de résistance du Pommier à la Tavelure.

Pour la sélection des Céréales, DOUSSINAULT (1980) comme JOHNSON (1981) propose d'utiliser comme sources de résistance, des géniteurs qui ont fait leurs preuves sur une longue période et une grande échelle et d'effectuer les tris à l'aide des souches qui se sont montrées les plus agressives sur ces géniteurs.

— ***Le cumul de gènes ayant un mode d'action différent***

Plusieurs exemples montrent que l'addition de plusieurs gènes ou systèmes géniques de résistance au sein d'une même variété peut permettre d'améliorer la stabilité dans le temps de la résistance : association des gènes Tm-1 et Tm-2^2 chez la Tomate contre le virus de la mosaïque du Tabac, association des gènes Fom 1 et Fom 2 et d'une résistance polygénique issue du géniteur Kogane Nashi Makuwa chez le Melon contre *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* (CLERJEAU et al., 1981); association du gène VF et d'une résistance polygénique issue de vieilles variétés européennes (LESPINASSE et OLIVIER, 1981). Pour parvenir à cumuler un nombre élevé de gènes, la méthode des rétrocroisements peut rapidement présenter des limites. La méthode de sélection récurrente ou récurrente réciproque peut, en revanche, présenter de nombreux avantages.

S'il est constaté qu'un agencement donné d'un nombre élevé de gènes permet d'améliorer la durabilité d'une résistance, il est cependant très difficile de savoir, a priori, quelle combinaison de gènes est susceptible de mieux assurer cette durabilité. Rien ne prouve, en effet, que l'absence d'attaques chez un géniteur donné, n'est pas due à l'action d'un seul gène, non caractérisé (JOHNSON, 1981). En fait, il apparaît qu'une solide connaissance, de la part des sélectionneurs, des systèmes de relations hôtes-agents pathogènes est la meilleure garantie que la résistance exploitée est la mieux appropriée à la situation concernée. Ainsi, la philosophie de NELSON (1978) en matière de sélection pour la résistance paraît tout à fait satisfaisante : «Go back youngman and gather-up your weary and defeated resistance genes of the past, take your currently successful genes, find some new ones if you can and build yourself a genetic pyramid».

CONCLUSION

Si l'on peut considérer que le domaine de la création de variétés résistantes et de leur utilisation constitue aujourd'hui un sujet agronomique d'actualité, il ne s'agit pourtant pas d'une préoccupation nouvelle. Depuis les origines de l'agriculture, l'homme a su cultiver les populations végétales en tenant compte de leur comportement vis-à-vis des agressions du milieu et en déterminant avec patience les conditions culturales les plus aptes à réduire l'effet de ces agressions. Naturellement, ces conditions étaient celles qui convenaient à une économie de subsistance. Plus récemment, mais cependant au siècle dernier, c'est grâce à l'utilisation conjointe de la lutte chimique alors naissante et de la résistance variétale obtenue par hybridation interspécifique (alors révolutionnaire) que la viticulture française a pu surmonter les arrivées successives et catastrophiques de l'Oïdium (1850), du Phylloxera (1865) et du Mildiou (1878).

En fait, ce qui détermine l'actualité du sujet réside dans la tentative d'explication et d'exploitation du fonctionnement des systèmes hôtes-parasites dans le cadre d'une agriculture nouvelle, à caractère industriel, en constante évolution. La difficulté de parvenir à une bonne adéquation des méthodologies de création ou de gestion des variétés résistantes aux exigences des systèmes de culture justifie l'importance des travaux actuellement engagés sur le sujet. Grâce à une approche du problème qui s'affirme de plus en plus comme pluridisciplinaire, on peut constater aujourd'hui une évolution des conceptions mais il serait grave de vouloir ériger en vérité intangible ce que nous croyons être la meilleure démarche pour parvenir aux objectifs définis. C'est sans a priori sur l'opportunité d'exploiter des résistances de haut niveau ou des résistances partielles, monofactorielles ou polyfactorielles, que le sélectionneur, aidé par le pathologiste, doit choisir parmi les ressources génétiques de défense des plantes, celles qui lui paraissent les mieux adaptées à l'espèce annuelle ou pérenne qu'il doit améliorer. Pour cela, il doit tenir compte de l'ensemble des paramètres agrotechniques ou agroéconomiques qui caractérisent la culture et doit pouvoir apprécier dans quel sens ces paramètres (autres méthodes de lutte, techniques culturales) vont évoluer dans le futur.

REMERCIEMENTS

J'exprime toute ma reconnaissance à Gérard DOUSSINAULT (INRA Rennes), à Jean-Marc OLIVIER [redacted] Yves LESPINASSE (INRA Angers) pour les avis dont ils m'ont fait bénéficier pour la réalisation de mon exposé.

BIBLIOGRAPHIE

BOUKEMA I.W., GARRETSEN F., 1975 — Uniform resistance to *Cladosporium fulvum* Cooke in Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 2. Investigations on F_2's and F_3's from diallel crosses. *Euphytica* 24 : 105-116.

CALUB A.G., DUNN G.M., ROUTLEY D.R., 1973 — Effects of genetic background on monogenic resistance to *Helminthosporium turcicum* in Maize (*Zea mays* L.). *Crop. Sci.* 13 : 561-563.

CATEN C.E., 1974 — Inter racial variation in *Phytophthora infestans* and adaptation to field resistance for Potato blight. *Ann. Appl. Biol.* 77 : 259-270.

CLERJEAU M., LATERROT H., PITRAT M., 1979 — Création de variétés résistantes aux maladies chez les plantes maraîchères. *B.T.I.* 337 : 101-114.

CLERJEAU M., LATERROT H., PITRAT M., LECOQ H., 1981 — Orientations actuelles de la sélection de variétés résistantes aux maladies chez les plantes maraîchères. *Agronomie* 1 : 41-48.

CLIFFORD B.C., 1975 — Stable resistance to cereal diseases : problems and progress. *Rep. Welshplant Breed. Stn.* 1974 : 107-113.

CRUTE I.R., 1979 – Lettuce mildew - destroyer of quality. *ARC Research review* 5 (1) : 9-12.

DOUSSINAULT G., 1980 – La sélection pour la résistance aux parasites chez les céréales à paille autogames. Éléments de choix parmi les stratégies possibles, intérêt des hybridations interspécifiques. *Ann. Phytopathol.* 12 (4) : 304-306.

FRY W.E., 1975 – Integrated effects of polygenic resistance and a protective fungicide on development of Potato late blight. *Phytopathology* 65 : 908-911.

FRY W.E., 1978 – Quantification of general resistance of Potato cultivars and fungicide effects for integrated control of Potato late blight. *Phytopathology* 68 : 1650-1655.

HABGOOD R.M., 1977 – Resistance of Barley cultivars to *Rhynchosporium secalis*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 69 : 281-286.

JOHNSON R., 1979 – The concept of durable resistance. *Phytopathology* 69 (3) : 198-199.

JOHNSON R., 1981 – Durable resistance : definition of genetic control and attainment in plant breeding. *Phytopathology* 71 (6) : 567-568.

LATIN R.X., MACENZIE D.R., COLE H., 1978 – A significant host-pathogen interaction determined among apparent infection rates. *Phytopathol. News* 12 : 70-71 (Abstr.).

LECOQ H., PITRAT M., 1982 – Éléments pour une stratégie de lutte génétique et culturale contre le CMV chez le Melon. La sélection des Plantes, Bordeaux (France), 21-26 mars 82, INRA Édit., 45-58.

LESPINASSE Y., MILAIRE H.G., DECOURTYE L., 1976 – L'amélioration du Pommier pour la résistance aux champignons parasites et aux arthropodes nuisibles. *B.T.I.* 306 : 17-34.

LESPINASSE Y., OLIVIER J.M., GODICHEAU Marie, 1979 – Études entreprises dans le cadre de la Tavelure du Pommier. *C. R. Eucarpia* , Fruit section, Angers 3-7 sept. 79, INRA Édit. : 97-110.

MESSIAEN C.M., 1981 – Les variétés résistantes. Méthodes de lutte contre les maladies et ennemis des plantes. INRA Édit. 374 p.

NELSON R.R., 1978 – Genetics of horizontal resistance to plant diseases. *Ann. Rev. Phytopathol.* 17 : 203-222.

OLIVIER J.M., MARTIN D., 1979 – Les tavelures des arbres fruitiers : problèmes posés par l'utilisation des fongicides et des variétés résistantes. ACTA Édit. : 350-353.

PARLEVLIET J.E., ZADOKS J.C., 1977 – The integrated concept of disease resistance : a new view including horizontal and vertical resistance in plants. *Euphytica* 26 : 5-21.

PARLEVLIET J.E., 1979 – Components of resistance that reduce the rate of epidemic development. *Ann. Rev. Phytopathol.* 17 : 203-222.

POCHARD E., DAUBEZE A.-M., 1980 – Recherche et évaluation des composantes d'une résistance polygénique : la résistance du Piment au *Phytophthora capsici*. *Ann. Amélior. Plantes* 30 (4) : 377-397.

RAPILLY F., AURIAU P., LABORIE Y., DEPATUREAUX C., SKAJENNIKOFF M., 1981 – Résistance partielle du Blé, *Triticum aestivum* L. à *Septoria nodorum* Berk. Étude du temps d'incubation. *Agronomie* 1 (9) : 771-782.

RIVOAL R., 1979 – Céréales : nématodes et variétés résistantes. *Cultivar*, avril 79 : 69-73.

RIVOAL R., PERSON F., CAUBEL G. SCOTTO LA MASSESE C., 1978 – Méthodes d'évaluation de la résistance des Céréales au développement des nématodes : *Ditylenchus dipsaci*, *Heterodera avenae* et *Pratylenchus* spp. *Ann. Amélior. Plantes* 28 (4) : 371-394.

ROBINSON R.A., 1976 – Plant pathosystems. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York édit., 186 p.

SLOOTMAKER L.A.J., WOLFE M.S., SCHWARZBACH E., POST E., 1975 — An international project in integrated disease control : barley powdery mildew. *Proc. 3rd Int. Barley Genet. Symp.* : 517-523.

TROTTET M., MERIEN P., 1982 — Analyse du comportement de vingt lignées de Blé Tendre vis-à-vis de *Septoria nodorum* Berk. *Agronomie* 2 (8) : 727-734.

UMAREUS V., 1970 — Studies on field resistance to *Phytophthora infestans*. 5. Mechanisms of resistance and application to Potato breeding. *Z. Pflantzenzücht* 63 : 1-23.

UMAREUS V., LIHNELL D., 1976 — A laboratory method for measuring the degree of attack by *Phytophthora infestans*. *Potato Res.* 19 : 91-107.

VAN DER PLANK J.E., 1975 — Principles of plant infection. Academic Press, New York, San Francisco, London edit., 211 p.

Réponse respiratoire au cours des premiers stades de l'infection chez diverses lignées de Triticinées sensibles ou résistantes à *Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron) Deighton

par J. DAVY de VIRVILLE*, C. LANCE* et G. DOUSSINAULT**

RÉSUMÉ. – Une méthode permettant de réaliser une infection rapide des tissus de l'hôte est décrite. L'évolution de l'intensité respiratoire de segments de plantules de Blé ■ été déterminée après 1, 2, 4 et 7 jours d'infection pour 2 lignées, l'une résistante («VPM»), l'autre, sensible («Cappelle»). Pour cette dernière, on observe rapidement (après 2 jours) une stimulation de l'intensité respiratoire, qui reste à peu près constante par la suite. Pour la lignée «VPM», cette stimulation n'intervient que plus tardivement (après 4 jours). Quand les infections sont réalisées par une souche d'agressivité atténuée, on n'observe aucune augmentation de la respiration.

La comparaison de différentes lignées de Blé («Moisson», «Cappelle», «Roazon», «VPM») et d'une lignée d'*Aegilops ventricosa* («Vent 11») a été effectuée après 4 jours d'infection. Ces lignées peuvent être séparées en deux groupes selon qu'il y a stimulation de l'intensité respiratoire («Moisson», «Cappelle», Roazon») ou non («VPM», «Vent 11»). Cette répartition peut être mise en relation avec deux mécanismes de résistance distincts.

La possibilité d'utiliser cette méthode d'infection rapide pour sélectionner des souches agressives du parasite peut être envisagée.

SUMMARY. – A method allowing ■ rapid infection of the host tissues is described. The changes in respiratory rates of segments of wheat seedlings were measured 1, 2, 4 and 7 days after infection for two varieties of wheat, one being resistant («VPM»), the other one being sensitive («Cappelle»). With the variety «Cappelle», a rapid increase of respiration was observed (after 2 days) and remained constant afterwards. With the variety «VPM», this increase occurred only on the 4th day. When the infection was carried out with a non agressive strain, no increase in respiration was observed.

The comparison of different varieties of wheat («Moisson», Cappelle», Roazon», «VPM») and of one variety of *Aegilops ventricosa* («Vent 11») was made after four days of infection. These varieties can be distributed into two groups whether tissue respiration is stimulated («Moisson», «Cappelle», «Roazon») or not («VPM», Vent 11»). This distribution can be related to two different mechanisms of resistance.

This method of rapid infection could be used for the selection of agressive strains of the parasite.

* Laboratoire de Biologie Végétale IV, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

** Station d'Amélioration des Plantes, Centre de recherches de Rennes, INRA, Domaine de la Motte, B.P. 29, 35650 Le Rheu.

I. – INTRODUCTION

La verse du Blé causée par le champignon pathogène *Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron) Deighton est une maladie répandue dans pratiquement toutes les régions de la France (RAPILLY, 1980) et dont les conséquences agronomiques sont très importantes (LUPTON et MACER, 1955; PONCHET, 1959; DOUSSINAULT, 1970).

Jusqu'à présent, les recherches entreprises sur cette maladie se sont principalement orientées vers la création de lignées à haut niveau de résistance (MAIA, 1967; DOUSSINAULT, 1973; DOUSSINAULT et al., 1974; DOSBA et DOUSSINAULT, 1978; JAHIER et al., 1978) ou vers l'étude des modifications cytologiques survenant dans les tissus de l'hôte sous l'influence du parasite (DEFOSSE et DEKEGEL, 1974; RASSEL, 1974; FERHMANN et MENDGEN, 1974; GUILLOT-SALOMON et DOUSSINAULT, 1981). C'est pourquoi, il apparaissait important d'examiner aussi les réactions métaboliques des plantules en présence du parasite, et en tout premier lieu les réactions au niveau respiratoire.

Dans un premier travail, l'étude de la respiration des plantules après 2 mois et demi d'infection a ainsi été entreprise (DAVY de VIRVILLE et al., 1981). Les résultats obtenus ont révélé, dans les lignées sensibles, peu de différences entre la respiration des tissus infectés ou non. Par contre, pour les tissus infectés des lignées résistantes, une inhibition assez importante était observée. En fait, ces mesures ont été effectuées alors que l'infection était déjà largement répandue. Ces résultats correspondaient donc plutôt à un effet tardif des processus infectieux. Il convenait donc de mesurer l'évolution de l'intensité respiratoire à des stades de croissance plus précoces.

Jusqu'à présent, la technique d'inoculation employée, reproduisant sensiblement l'infection dans les conditions naturelles, mettait en œuvre des manchons de paille infectés et posés à la base des gaines foliaires (MACER, 1966). Pour mesurer les conséquences de l'infection après des temps de contact courts entre le parasite et la plante, il fallait tout d'abord élaborer une nouvelle technique permettant de réaliser les infections en conditions de laboratoire. Cette nouvelle méthode a été employée pour mesurer l'évolution de l'intensité respiratoire au cours des premiers jours de contact entre une souche virulente de *Pseudocercosporella herpotrichoides* et des segments de plantules de Blé provenant de deux lignées, l'une sensible, l'autre résistante. Cette méthode d'infection a ensuite servi à comparer entre elles les réactions de différentes Triticinées sensibles ou résistantes au parasite.

II. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. - Matériel végétal et techniques de culture

Cinq lignées de Triticinées ont été choisies d'après leur niveau de résistance au Piétin-verse : une lignée particulièrement résistante d'*Aegilops ventricosa*

Tausch («Vent 11»); une lignée («VPM»), obtenue à partir du croisement *Aegilops ventricosa* × *Triticum persicum* × Marne[3] (MAIA, 1967), présentant un niveau de résistance supérieur à celui obtenu jusqu'alors chez les Blés; une lignée de résistance plus faible («Roazon»), obtenue par croisement entre «VPM» et «Moisson» (DOUSSINAULT et al., 1974); enfin, deux lignées de Blé tendre *Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare*, l'une («Moisson»), très sensible, l'autre («Cappelle») présentant une moins grande sensibilité à la maladie.

Les caryopses ont été mis à germer en laboratoire sur vermiculite humidifiée. Les plantules étaient placées à 23 ± 1°C et éclairées pendant 15 heures par jour (tubes Phytor, 4500 lux environ). Les plantules ont été utilisées à l'âge de 8 jours.

B. - *Culture et préparation des souches de P. herpotrichoides*

La croissance du champignon a été effectuée dans tous les cas sur milieu gélosé à 2 %, additionné d'extrait de malt à la même concentration.

Les différentes souches du parasite utilisées dans cette étude correspondaient à des isolats réalisés à partir de plantes malades prélevées au champ. Pour chaque expérience au laboratoire, à partir d'une souche, un deuxième puis un troisième repiquage étaient effectués. Ils permettaient ainsi l'obtention, en 9 semaines environ, d'un nombre de boîtes de mycélium suffisamment important pour réaliser les infections.

Une souche d'agressivité atténuée a également été utilisée; il s'agit d'une souche conservée depuis longtemps au laboratoire et qui avait été repiquée de nombreuses fois. Dans ce cas, il en résulte une perte progressive de l'agressivité. Lors des différentes expériences, elle était repiquée en même temps et dans les mêmes conditions que la souche agressive.

La température de développement du parasite était dans tous les cas de 19 ± 1°C.

C. - *Technique d'inoculation.*

A l'âge de 8 jours, les plantules étaient prélevées et débarrassées de la vermiculite pouvant les souiller.

Des segments de 2 cm de hauteur, correspondant à la base des plantules, étaient prélevés et placés dans des boîtes de Petri stériles, puis disposés en chambre stérile à la surface des colonies du mycélium. Les boîtes contenant le mycélium étaient ensuite fermées hermétiquement à l'aide d'un ruban adhésif. Vingt segments environ étaient placés par boîte. Il en était de même pour les segments placés sur le mycélium de la souche d'agressivité atténuée. Pour les plantules témoins, 40 segments environ étaient placés dans une boîte de Pétri stérile en présence d'un coton humidifié par 2 ou 3 ml d'eau stérile. Ces boîtes de Petri étaient conservées à 19 ± 1°C sous éclairage réduit (75 lux environ).

D. - *Mesure d'intensité respiratoire.*

L'intensité respiratoire des plantules a été mesurée après 1, 2, 4 et 7 jours d'infection dans la première partie du travail, et après 4 jours dans la deuxième

partie. Pour chaque mesure, 40 à 60 segments de plantules étaient prélevés sur les boîtes contenant les souches, virulentes ou atténuées. Un nombre correspondant de segments était prélevé sur les boîtes témoins. Chaque type d'expérience a été répété de 5 à 6 fois. Pour chaque mesure ou point expérimental, 250 à 300 segments de plantules environ ont donc été utilisés.

Pour chaque mesure, les segments étaient prélevés délicatement à la surface du mycélium et leur respiration était immédiatement mesurée à l'aide de la technique manométrique de Warburg (UMBREIT et al., 1957). Les mesures étaient effectuées à l'obscurité et à la température de 20°C. Après équilibrage de la température, les mesures étaient poursuivies durant 60 à 90 minutes.

E. - Expression des résultats.

L'agressivité des souches s'atténuant rapidement lorsqu'elles sont repiquées sur un milieu au malt, différentes souches ont du être utilisées. Les résultats rapportés ici correspondent donc aux moyennes obtenues après infection de segments de plantules par ces différentes souches.

Parallèlement aux mesures de l'intensité respiratoire, on a aussi déterminé, pour chaque condition, le nombre de segments utilisés, le poids de matière fraîche et le poids de matière sèche. Dans les tableaux ou figures, l'intensité respiratoire est rapportée au gramme de matière sèche. Cette expression est celle qui donne les meilleurs résultats : en effet, il est difficile de calibrer exactement la taille des segments et, d'autre part, il peut y avoir de légères variations dans l'hydratation des tissus frais; l'expression de l'intensité respiratoire rapportée à ces deux critères (nombre de segments, poids de matière fraîche) est donc moins précise.

III. — RÉSULTATS

L'évolution de l'intensité respiratoire de segments de plantules témoins ou conservés au contact du mycélium a été suivie pendant 7 jours. Cette période représente le temps maximum de conservation des segments. En effet, il se produit ensuite, malgré la fermeture hermétique des boîtes, une déshydratation et parfois même une dégénérescence des segments de plantules conduisant à une baisse rapide dans l'intensité respiratoire des segments.

A. - Évolution de l'hydratation des segments de plantules.

Les modifications de l'hydratation des segments de plantules sont estimées d'après les variations du rapport du poids de matière fraîche à celui de matière sèche (MF/MS). Le tableau 1 donne ainsi l'évolution de ce rapport au cours des 7 premiers jours de conservation des segments de plantules des lignées «Cappelle» et «VPM».

Pour la lignée «Cappelle», chez le témoin, l'hydratation se maintient à peu près constante pendant deux jours, puis diminue un peu au 4ème et au 7ème jour. Cette diminution reste faible, le rapport MF/MS passant de 12,8 à 10,3

Tableau 1 : Évolution de l'hydratation (MF/MS) des segments de plantules de Blé des lignées «Cappelle» et «VPM» infectés ou non par *P. herpotrichoides.*

Condition	Rapport MF/MS				
	0	1 j	2 j	4 j	7 j
Lignée «Cappelle»					
Té.	11,9	11,7	12,8	10,7	10,3
Agr.	11,9	11,3	11,6	11,6	12,9
Att.	11,9	11,4	11,5	10,7	12,0
Lignée «VPM»					
Té	10,7	9,8	9,9	9,6	9,3
Agr.	10,7	11,9	12,0	12,2	14,7
Att.	10,7	11,4	12,1	12,1	14,3

Té. : segments témoins conservés en présence d'un coton humide.
Agr. : segments infectés par une souche agressive.
Att. : segments infectés par une souche d'agressivité atténuée.

entre le 2ème et le 7ème jour. Chez les segments infectés, l'hydratation se maintient constante jusqu'au 4ème jour puis augmente très légèrement.

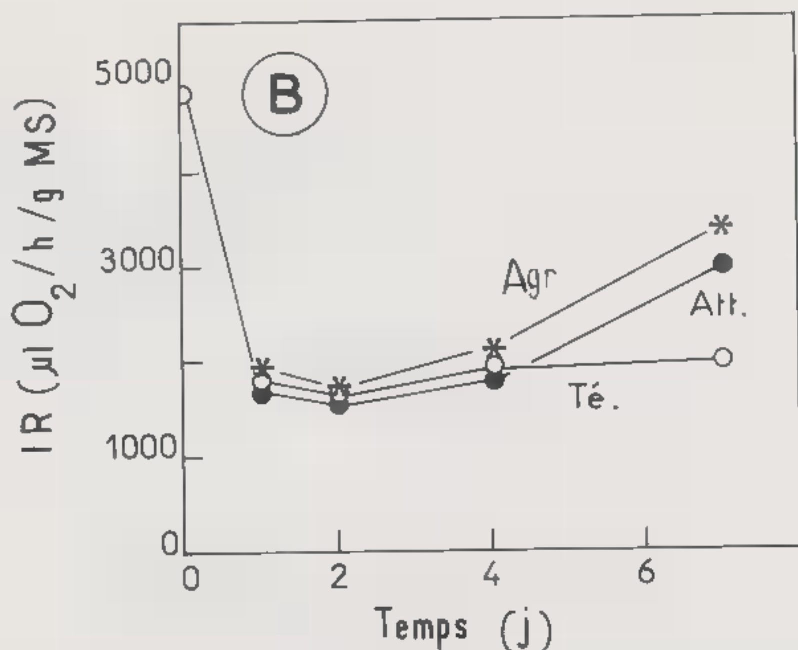
Pour les segments de la lignée «VPM», on voit, par comparaison avec les segments témoins de la lignée «Cappelle», que l'hydratation des plantules est en général plus faible, le rapport MF/MS étant ici en général inférieur à 10,0. Chez le témoin, l'hydratation diminue légèrement au cours des 7 jours de survie. Chez les segments infectés, l'hydratation augmente nettement au cours de l'infection dès le premier jour, mais surtout entre le 4ème et le 7ème jour, le rapport MF/MS passant de 11,2 à 14,7. On voit alors la différence importante qui existe entre segments témoins et infectés, au 7ème jour. Il existe donc un effet certain positif de l'infection sur l'hydratation des segments de plantules de la lignée «VPM».

Comme on peut le constater, aussi bien pour la lignée «Cappelle» que pour la lignée «VPM», et bien que les segments de plantules n'aient plus aucun apport nutritif, il n'y ■ pas globalement de déshydratation des segments de plantules au cours de cette période de 7 jours, l'infection pouvant même (essentiellement dans le cas de la lignée «VPM») conduire au contraire à une légère hydratation de ces segments.

Quant aux segments des deux lignées placés sur un mycélium de souche d'agressivité atténuée, ils manifestent des variations de leur hydratation parallèles à celles des segments placés sur souches virulentes.

B. - Évolution de l'intensité respiratoire

La figure 1 représente l'évolution de l'intensité respiratoire des segments de



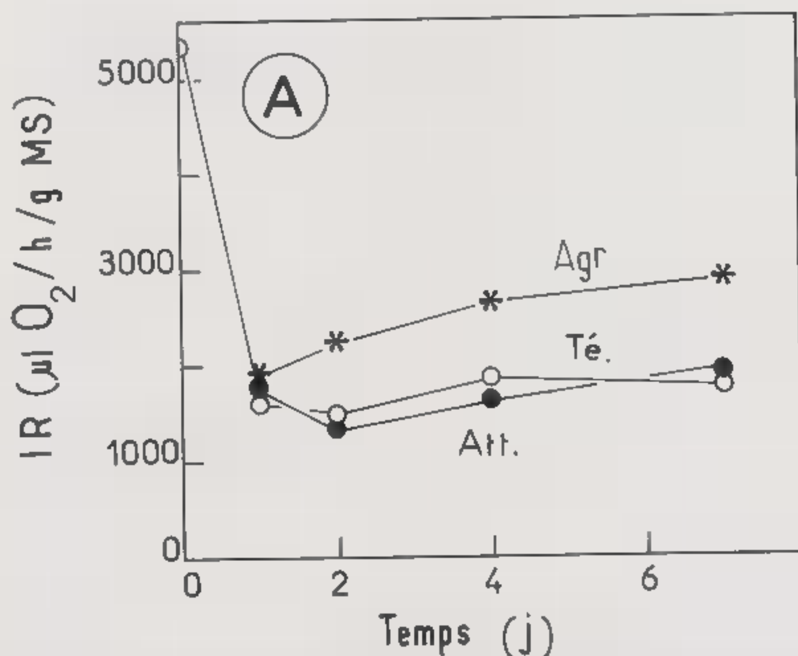


Fig. 1. — Évolution de l'intensité respiratoire de segments de plantules de Blé conservé 7 jours en boîte de Petri. — A : lignée «Cappelle»; B : lignée «VPM». Té. : segments témoins; Agr. : segments infectés par une souche agressive de *Pseudocercosporella herpotrichoides*; Att. : segments infectés par une souche d'agressivité atténuée.

plantules témoins ou infectées des lignées «Cappelle» et «VPM». Le point origine correspond à des segments de plantules qui viennent d'être prélevés et dont l'intensité respiratoire est immédiatement mesurée.

Pour la lignée «Cappelle» (figure 1A), l'intensité respiratoire des segments de plantules témoins diminue de manière importante au cours du premier jour (environ des 2/3). Elle se maintient ensuite à peu près constante jusqu'au 7ème jour. Par cette méthode de conservation, il est donc possible de maintenir constante l'intensité respiratoire de segments de plantules pendant 7 jours environ, sans aucun apport nutritif. Cet absence d'apport nutritif est d'ailleurs sans doute la cause d'un ralentissement important du métabolisme auquel correspond la diminution de l'intensité respiratoire.

Chez les segments infectés par la souche d'agressivité atténuée, l'intensité respiratoire diminue aussi fortement au cours du premier jour, puis se maintient à peu près constante. En fait, on voit qu'il n'y a pas de différences d'évolution par rapport au témoin. Il n'y a donc pas de modifications sensibles du métabolisme respiratoire quand les segments de plantules sont mis au contact d'une souche ayant été repiquée de nombreuses fois.

En ce qui concerne l'intensité respiratoire des segments infectés par la souche agressive, il n'y a pas de différences avec le témoin au cours du premier jour d'infection. Après le deuxième jour, on voit alors que la consommation d'oxygène des tissus infectés devient nettement plus importante que celle des témoins correspondants. Elle augmente ensuite au cours du temps surtout entre le 1er et le 4ème jour.

Pour la lignée «VPM» (figure 1B), l'évolution de l'intensité respiratoire des segments témoins est semblable à celle observée pour la lignée «Cappelle». Après une diminution rapide au cours du premier jour, l'intensité respiratoire se maintient à peu près constante par la suite. En ce qui concerne les segments infectés, l'évolution de l'intensité respiratoire est strictement identique à celle du témoin, jusqu'au 4ème jour. La consommation d'oxygène des tissus augmente alors fortement à partir de cette période, que ce soit avec la souche agressive ou avec celle ayant été repiquée de nombreuses fois, bien que l'effet soit moindre dans ce dernier cas.

Le tableau 2 donne l'évolution du pourcentage de stimulation de l'intensité respiratoire des segments infectés par la souche agressive par rapport à celle de segments témoins ou infectés par la souche d'agressivité atténuée. Ces deux rapports expriment respectivement, d'une part, l'évolution de la stimulation totale des tissus et, d'autre part, celle liée uniquement à l'agressivité de la souche.

Pour la lignée «Cappelle» on voit que, par rapport au témoin, la stimulation de la respiration survient principalement entre le 1er et le 2ème jour, reste constante entre le 2ème et le 4ème jour, puis augmente de nouveau. L'évolution est semblable lorsqu'on considère la stimulation liée à l'agressivité propre de la souche. Dans ce cas, toutefois, il n'y a plus d'augmentation après le 4ème jour et la stimulation de la respiration reste tout à fait constante à partir du 2ème jour.

Tableau 2 : Stimulation (en %) de l'intensité respiratoire de segments de plantules de Blé infectés par *P. herpotrichoides*.

Condition	Stimulation (%)			
	1 j	2 j	4 j	7 j
Lignée «Capelle»				
Agr./Té.	21	44	41	65
Agr./Att.	10	60	60	56
Lignée «VPM»				
Agr./Té.	11	9	8	70
Agr./Att.	0	0	18	13

Agr./Té. : comparaison entre segments infectés par une souche agressive et segments témoins.

Agr./Att. : comparaison entre segments infectés par une souche agressive et segments infectés par une souche d'agressivité atténuée.

En ce qui concerne la lignée «VPM», la stimulation de la respiration n'intervient qu'après le 4ème jour. Elle est alors assez élevée (70 %), si l'on effectue la comparaison par rapport aux segments témoins. Le point important ici est que cette stimulation n'est pratiquement pas liée à l'agressivité de la souche puisqu'elle n'est plus alors que de 13 % par rapport aux segments infectés par la souche d'agressivité atténuée.

C. - Aspect des segments de plantules.

Pour les segments de plantules de la lignée «Cappelle», on observe aucun symptôme visible au cours du 1er jour d'infection. Les symptômes apparaissent au cours du 2ème jour, de manière réduite, puis principalement du 4ème au 7ème jour. On peut alors observer de nombreuses lésions ocellées caractéristiques de l'attaque par ce parasite. Dans le cas de fortes attaques, un peu de mycélium peut même adhérer au niveau des zones infectées. L'infection est assez hétérogène, et l'importance des lésions très variable d'un segment à l'autre. Par contre, pour les segments placés sur la souche d'agressivité atténuée, les lésions sont rares et peu marquées.

En ce qui concerne la lignée VPM, on n'observe que très peu de lésions ocellées même après le 7ème jour, et la plupart des segments ne présentent pas de symptômes visibles. Par contre à partir du 4ème jour, et surtout au 7ème jour, aussi bien chez les segments infectés par la souche virulente que chez ceux infectés par la souche de virulence atténuée, se développe une coloration brune, répandue uniformément sur l'ensemble des segments. Le développement de cette coloration va alors de pair avec l'augmentation de l'hydratation et de la consommation d'oxygène par les tissus à partir du 4ème jour,

telle qu'elle a été rapportée précédemment.

D. - Comparaison de différentes lignées.

Cette comparaison a porté sur les cinq lignées de Triticinées qui ont été précédemment présentées (cf. Matériel et Méthodes). De la plus sensible à la plus résistante, on trouve : «Moisson», «Cappelle», «Roazon», «VPM» et «Vent 11».

Dans le but d'améliorer la qualité des résultats il a été choisi de tester les cinq lignées à la fois. Étant donné le nombre important de boîtes de champignon à utiliser, il n'était pas alors possible de mesurer l'évolution de l'intensité respiratoire de chaque lignée au cours du temps. Aussi, un temps de contact optimum a-t-il été défini d'après les résultats précédents et fixé à 4 jours. En effet, à ce stade, l'infection et donc la stimulation de la respiration des tissus, sont déjà bien établies dans le cas de la lignée «Cappelle». Par contre, pour la lignée «VPM», la stimulation n'est observable que plus tardivement après cette période et n'est due que pour une faible partie à l'agressivité propre de la souche. Ce temps de contact (4 jours) devrait donc permettre de mettre en évidence une différence de comportement entre les différentes lignées. Les résultats de cette expérience sont rapportés dans le tableau 3.

Tableau 3 : Effet de l'infection par *P. herpotrichoides* sur l'intensité respiratoire des différentes lignées de Triticinées.

Condition	I R ($\mu l\ O_2/h/g$ MS)				
	Moisson	Cappelle	Roazon	VPM	Vent 11
Témoins	2030	1830	2120	1950	2460
Infectés	2650	2620	2840	2090	2570
	(+31 %)	(+44 %)	(+34 %)	(+7 %)	(+4 %)

On voit tout d'abord que les intensités respiratoires des segments de plantules témoins sont assez comparables entre elles. La diminution de l'intensité respiratoire des segments des lignées «Cappelle» et «VPM» observée au cours du 1er jour de conservation semble donc avoir eu lieu également dans le cas des segments des autres lignées. Seule l'intensité respiratoire des segments témoins de la lignée «Vent 11» est légèrement plus élevée.

Si l'on considère l'intensité respiratoire des segments infectés, on voit que, sur la base du poids de matière sèche, elle est supérieure à celle des témoins dans le cas des trois lignées «Moisson», «Cappelle» et «Roazon». Elle n'est par contre que peu modifiée dans le cas des lignées «VPM» et «Vent 11». Pour les lignées «Moisson» et «Roazon», l'infection par le champignon entraîne donc, comme pour la lignée «Cappelle», une augmentation de la consommation d'oxygène par les tissus. Par contre, pour la lignée «Vent 11»,

comme pour la lignée «VPM», l'infection modifie très peu le métabolisme respiratoire. Les pourcentages de stimulation permettent de comparer encore plus finement les différentes lignées entre elles. On voit alors que c'est pour la lignée «Cappelle» que la plus forte stimulation de la respiration peut être observée.

On peut donc séparer ces lignées en deux groupes en relation avec l'absence («VPM» et «Vent 11») ou l'existence («Moisson», «Cappelle» et «Roazon») d'une stimulation respiratoire des tissus lors de l'infection. L'augmentation de la résistance à la maladie ne se traduit donc pas, comme on aurait pu s'y attendre, par une augmentation comparative de la respiration des tissus infectés.

IV. — DISCUSSION

Avant de commencer les expériences rapportées dans ce travail, il a été nécessaire d'élaborer une nouvelle méthode d'infection. Celle-ci consiste essentiellement à déposer des segments de plantules sur le mycélium du champignon parasite cultivé en boîte de Petri. Cette méthode est maintenant bien au point, simple et facile à mettre en œuvre. Elle permet de réaliser des infections rapidement, en moins de 7 jours, et les résultats montrent clairement qu'il est ainsi possible d'étudier les modalités de l'infection des tissus par le parasite. Ce premier résultat est très important. En effet, jusqu'à présent, les seules techniques utilisées pour réaliser des infections nécessitaient de 3 mois à 1 an d'attente pour l'obtention des résultats. En plus, un autre avantage de cette méthode consiste à pouvoir déterminer les changements métaboliques survenant en tout début d'infection, ce qui était d'ailleurs le but recherché à la suite des résultats obtenus dans un travail antérieur (DAVY de VIRVILLE et al., 1981). Par cette technique d'infection, un certain nombre de résultats ont ainsi pu être obtenus.

Tout d'abord, on a pu mettre en évidence une stimulation rapide de la respiration des tissus de lignées de Blé sensibles lorsqu'ils sont infectés par une souche virulente de *P. herpotrichoides*. Cette augmentation de la consommation d'oxygène des tissus infectés correspond à ce qui est en général observé dans le cas d'autres parasites (BECKMAN, 1964; DALY, 1967; GOODMAN et al., 1967; WHEELER, 1975; DALY, 1976), mais qui est établi ici pour la première fois dans le cas de la maladie du Piétin-verse.

Comme pour d'autres maladies qui ont pu être étudiées, se pose évidemment le problème de la participation de la respiration du pathogène. Dans toutes les études entreprises jusqu'à présent, l'importance de cette participation est très controversée (DALY, 1967, 1976). En général, il semble plutôt établi que la participation du pathogène dans la respiration globale des tissus reste faible (DALY, 1976), ce qui pourrait être également le cas ici.

Deux arguments sont en faveur de cette hypothèse. Pour la lignée «Cappelle», par exemple, l'augmentation de la consommation d'oxygène des tissus infectés intervient rapidement dans le temps (entre le 1er et le 2ème jour), alors qu'il y a peu de lésions apparentes. Inversement, alors que les lésions se multiplient,

l'augmentation de la consommation d'oxygène par les tissus reste faible. Si l'augmentation de la respiration des tissus était essentiellement due à la prolifération du parasite, on pourrait s'attendre à ce que la stimulation de la respiration des tissus infectés augmente progressivement au cours des 7 jours de l'expérimentation, ce qui n'est pas le cas. D'autre part, on a pu observer une stimulation de la respiration plus élevée pour la lignée «Cappelle» que pour la lignée «Moisson», chez qui on peut s'attendre à une prolifération au moins aussi importante, si ce n'est plus, du parasite. D'après ces arguments, il semble bien que l'augmentation de la consommation d'oxygène des tissus infectés corresponde pour sa plus grande part à une stimulation propre du métabolisme des tissus. Même s'il est fort possible que la respiration du pathogène participe à la respiration globale des tissus, cette participation semble ne constituer qu'un phénomène mineur.

Un autre résultat important rapporté dans ce travail concerne la comparaison qui peut être faite entre les différentes lignées, et tout d'abord entre la lignée résistante «VPM», et la lignée plus sensible «Cappelle». Il y a stimulation rapide et précoce de la respiration des tissus pour la lignée «Cappelle». Cette stimulation n'intervient que tardivement dans le cas de la lignée «VPM» et reste faible. Ce résultat est en contradiction apparente avec les données bibliographiques. En effet, il est en général établi, pour d'autres maladies, que la rapidité et l'importance de la réaction respiratoire va de pair avec le degré de résistance de la lignée étudiée (BECKMAN, 1964; GOODMAN et al., 1967). En fait, nos résultats semblent suggérer l'existence d'une résistance de type mécanique, peut être liée à une certaine structure des parois et capable de retarder la pénétration du parasite chez la lignée «VPM», mais également chez la lignée «Vent 11», où les réactions sont similaires.

En effet, la présence du parasite dans les tissus de ces deux lignées entraîne en général une forte réaction fongitoxique (GUILLOT-SALOMON et DOUSSINAULT, 1981; KAMEL, 1981). L'absence de stimulation observée jusqu'au 4ème jour dans le cas des lignées «VPM» et «Vent 11» peut donc s'expliquer par une pénétration retardée du parasite. Il s'en suit une fréquence des lésions plus faible telle qu'elle a été rapportée dans ce travail en ce qui concerne la lignée «VPM», et également telle qu'elle a pu être mise en évidence expérimentalement au champ dans le cas de la lignée «Vent 11» (JAHIER, 1978). On voit alors que cette résistance à la pénétration se serait transmise de l'*Aegilops ventricosa* à la lignée «VPM», mais par contre de manière moins marquée à la lignée «Roazon» («VPM» × «Moisson»), chez qui on observe une stimulation de la respiration des tissus du même ordre que chez la lignée «Moisson». Cette moins grande résistance de type mécanique pourrait d'ailleurs expliquer le caractère de résistance plus faible de la lignée «Roazon» par rapport à la lignée «VPM».

Les lignées «Moisson» et «Cappelle» n'ont par contre aucun gène commun avec *Aegilops ventricosa*. La résistance de type mécanique ne serait donc pas présente. Il en résulterait une pénétration plus aisée du parasite, d'où les stimulations observées, la plus importante étant obtenue dans le cas de la lignée

«Cappelle» (plus résistante), en relation avec l'existence accrue des mécanismes de défense.

Ce type de résistance mécanique n'est donc mis en évidence que pour les lignées les plus résistantes. Il pourrait donc être un des facteurs majeurs de la résistance des plantes en début d'infection.

Enfin, un dernier point important de ce travail correspond à l'absence de réaction respiratoire des segments de plantules de la lignée «Cappelle» lorsqu'ils sont placés sur une souche repiquée de nombreuses fois. Ce résultat montre bien la diminution de l'agressivité des souches survenant lorsqu'elles sont repiquées sur milieu artificiel (extrait de malt). Une application pratique des résultats rapportés ici pourrait être la possibilité, par l'utilisation d'une lignée sensible telle que «Cappelle», de déterminer la plus ou moins grande agressivité des mycéliums utilisés ou, au moins, d'éliminer ceux présentant une agressivité par trop faible. Ce résultat est important. En effet, il n'existe actuellement pas de critères permettant d'évaluer quantitativement et de manière rapide l'agressivité des souches qui vont être utilisées pour réaliser les infections au champ. Il s'en suit une perte de temps importante, certaines expériences ne pouvant être exploitées par suite de l'infection trop faible des tissus. De plus, dans tous les cas, les résultats, positifs ou négatifs, ne peuvent être obtenus que dans un délai de six mois. La méthode proposée permet donc de réduire ce délai dans des proportions considérables. Des recherches concernant la sélection de souches hautement agressives ainsi que l'étude de certains facteurs pouvant contribuer à la modification de cette agressivité sont actuellement en cours.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement Mme M. POUGET et Mlle M.-F. ALIN de leur précieuse collaboration technique. Ces recherches ont été effectuées dans le cadre de l'Action Thématique Programmée 4253.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BECKMAN C.H., 1964 — Host response to vascular infection. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2 : 231-252.

DALY J.M., 1967 — III. Metabolic shifts during infection. Some metabolic consequences of infection by obligate parasites, p. 144-164. *In* MIROCHA C.J. et URITANI I., The dynamic role of molecular constituents in plant parasite interaction, Proceedings of a conference held at Gamagori, Jap., American Phytopathological Society, St Paul, Minnesota, 357 p.

DALY J.M., 1976 — The carbon balance of diseased plants : changes in respiration, photo-

synthesis and translocation, p. 450-474. *In* HEITFUSS R. et WILLIAMS P.H., Physiological plant pathology, Springer-verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 890 p.

DAVY de VIRVILLE J., MOREAU F., DOUSSINAULT G., LANCE C., 1981 — Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercosporella herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes. II. Étude de la respiration des tissus infectés. *Agronomie*, 1 : 695-700.

DEFOSSE L., DEKEGEL D., 1974 — Pénétration de *Cercosporella herpotrichoides* Fron *(Pseudocercosporella herpotrichoides* (Fron) Deighton) dans le coléoptile du Froment *(Triticum vulgare)* observée en microscopie électronique. *Ann. Phytopathol.*, 6 : 471-474.

DOSBA F., DOUSSINAULT G., 1978 — Création de lignées de Blé présentant les caractéristiques agronomiques favorables d'*Aegilops ventricosa. Ann. Amélior. Plant.*, 28 : 27-44.

DOUSSINAULT G., 1970 — Problèmes posés par l'amélioration de la résistance du Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse. *Ann. Amélior. Plant.* 20 : 433-452.

DOUSSINAULT G., 1973 — Comportement de douze variétés de Blé tendre vis-à-vis du Piétin-verse. *(Cercosporella herpotrichoides* Fron). Conséquences pour la sélection. *Ann. Amélior. Plant.*, 23 : 333-346.

DOUSSINAULT G., KOLLER J., TOUVIN H., DOSBA F., 1974 — Utilisation des géniteurs VPM1 dans l'amélioration de l'état sanitaire du Blé tendre. *Ann. Amélior. Plant.*, 24 : 215-241.

FERHMANN H., MEDGEN K., 1975 — Ultrastruktur von Weizenkoleoptilzellen nach Infection mit *Cercosporella herpotrichoides. Phytopathol. Z.*, 83 : 267-280.

GOODMAN R.N., KIRALY Z., ZAITLIN M., 1967 — The biochemistry and physiology of infectious plant disease, p. 66-101, D. Van Nostrand Company Inc., Princeton, 354 p.

GUILLOT-SALOMON T., DOUSSINAULT G., 1981 — Nature des interactions hôte-parasite lors de l'infection par *Cercosporella herpotrichoides* Fron de diverses lignées de Triticinées sensibles et résistantes. I. Étude ultrastructurale des tissus au cours de la pathogénèse. *Agronomie*, 1 : 277-287.

JAHIER J., 1978 — Étude des relations hôte-parasite, aux stades plantule et adulte, chez les Triticinées, dans le cas de *Cercosporella herpotrichoides* Fron, agent du Piétin-verse. Thèse de Docteur-Ingénieur, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 87 p.

JAHIER J., DOUSSINAULT G., DOSBA F., BOURGEOIS F., 1978 — Monosomic analysis of resistance to eyespot in the variety «Roazon». *Proc. 5th. Int. Wheat Genet. Symp.*, 1 : 437-440.

KAMEL Y., 1981 — Étude comparative du *Cercosporella herpotrichoides* Fron, chez des hôtes respectivement sensibles, résistants, et très résistants. Thèse de 3ème Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 81 p.

LUPTON F.G.H., MACER R.C.F., 1955 — Winter wheats resistant to eyespot. *Agriculture*, 62 : 54-56.

MAIA N., 1967 — Obtention de Blés tendres résistants au Piétin-verse *(Cercosporella herpotrichoides)* par croisements interspécifiques. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 53 : 149-154.

MACER R.C.F., 1966 — Resistance to eyespot disease *(Cercosporella herpotrichoides* Fron) determined by a seedling test in some forms of *Triticum, Aegilops, Secale, Hordeum. J. Agric. Sci.* 67 : 389-396.

PONCHET J., 1959 — La maladie du Piétin-verse des Céréales *(Cercosporella herpotrichoides* Fron). Importance agronomique, biologie, épiphytologie. *Ann. Epiphyt.*, 10 : 45-95.

RAPILLY F., 1980 — Maladie des plantes : peut-on prévoir les épidémies? *La Recherche*, 11 : 1450-1452.

RASSEL A., 1974 — Observation en microscopie électronique de cellules mycéliennes de *Cercosporella herpotrichoides* Fron dans les cellules des gaines foliaires de Froment. *Ann. Phytopathol.*, 6 : 25-34.

UMBREIT W.W., BURRIS R.H., STAUFFER J.F., 1957 — Manometric technics, p. 1-63, Burgess Publishing Co., Minneapolis, 338 p.

WHEELER H., 1975 — Plant pathogenesis, p. 56-62, Springer-verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 106 p.

IDENTIFICATION ET EXPLOITATION DE RÉSISTANCES AUX VIRUS CHEZ LES PLANTES MARAICHERES

par H. LECOQ, E. POCHARD*, M. PITRAT*, H. LATERROT* et G. MARCHOUX

RÉSUMÉ. — La création de variétés résistantes aux virus apparaît souvent comme le moyen le plus efficace et le plus économique de lutter contre ces agents pathogènes.

Plusieurs formes de résistances partielles sont utilisées pour la création de variétés de Melon, Piment [redacted] Tomate résistantes aux virus. Nous présentons quelques mécanismes intervenant à différents stades de l'infection virale. La résistance peut s'exprimer lors de l'inoculation du virus ce qui se traduit par un taux de plantes infectées plus faible (tendance à échapper à l'infection). Le virus est parfois séquestré dans l'organe contaminé ou demeure localisé à certaines parties de la plante sans devenir systémique (résistance à la migration) ou sa synthèse est réduite (résistance à la multiplication). Enfin le virus peut être difficilement accessible aux vecteurs, ce qui peut réduire le développement ultérieur des épidémies (résistance à l'acquisition de virus). Pour un certain nombre de ces [redacted] des tests simples, appliqués en sélection, ont été mis au point.

L'association chez une même plante de mécanismes de résistances agissant à des stades différents du développement de l'infection virale a pour but d'augmenter le niveau de la protection. Cependant cette addition de résistances partielles ne conduit pas dans toutes les circonstances à une protection satisfaisante de l'hôte. L'association de pratiques culturales retardant le développement des épidémies virales et de variétés partiellement résistantes peut alors conduire à une protection efficace de la culture.

SUMMARY. — Breeding for virus resistance appears often [redacted] the more efficient, the cheaper and sometimes the only way to control these pathogens. In vegetables, Plant breeders and Virologists meet three difficulties : 1) the great number of species and cultivar types involved, 2) the diversity and variability of the viruses which have a real economical incidence, 3) the frequent absence of major resistance genes.

Therefore partial resistances has to be looked for and examples of resistance mechanisms used in Muskmelon, Pepper or Tomato breeding programs are presented. Resistance may occur at different stages of the viral infection (virus inoculation, virus migration, virus multiplication, virus acquisition); for each resistance form, a specific simple screening test must be established.

The association within [redacted] same cultivar of resistances involving different mechanisms should increase the protection level. However, sometimes, partial resistances [redacted] not sufficient to give [redacted] complete protection : in these cases the joint use of cultural practices intended to delay virus spread and partial resistances - within an integrated control scheme - should lead to a satisfactory protection.

Station de Pathologie Végétale et

* Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères, INRA, Centre de Recherches Agronomiques d'Avignon, Domaine St Maurice - 84140 Montfavet.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 3 (1982).

Parmi les agents pathogènes dont les attaques sont les plus préjudiciables aux cultures maraîchères, les virus occupent une place prépondérante. Certains d'entre eux, tel le Virus de la Mosaïque du Concombre (CMV), présentent chaque année le même caractère de gravité chez les diverses espèces légumières sensibles (Courgette, Melon, Poivron, Tomate) alors que d'autres, tels le Virus Y de la Pomme de Terre (PVY) ou le Virus du Rabougrissement Jaune du Melon (MYSV), ne sont graves que certaines années, lorsqu'ils rencontrent des conditions épidémiologiques favorables.

Les méthodes de lutte contre les virus sont extrêmement variées car ceux-ci présentent une grande diversité dans leur cycle biologique (LOEBENSTEIN et RACCAH, 1980; ZITTER et SIMONS, 1980). On peut évoquer l'élimination des sources de virus dans ou à proximité des parcelles (obtenue par le désherbage qui permet la destruction des plantes «réservoirs» de virus, ou par l'utilisation de semences indemnes de virus), l'utilisation de paillages plastiques ayant un effet répulsif sur certains vecteurs, l'emploi de pulvérisations d'huiles qui réduisent l'efficacité des piqûres d'inoculation des pucerons et la protection des plantes par l'inoculation de souches de virus peu pathogènes (prémunition). Ces diverses méthodes présentent toutefois l'inconvénient de n'avoir souvent qu'une efficacité temporaire, de ne s'appliquer qu'à certains virus et parfois seulement dans des types de cultures particuliers. Ainsi, la prémunition de la Tomate par le Virus de la Mosaïque du Tabac (TMV) n'est applicable qu'en culture sous abri d'hiver-printemps.

Dans ce contexte, la création de variétés résistantes aux virus apparaît souvent comme le moyen le plus efficace – parfois même le seul – et le plus économique de lutte contre ces agents pathogènes. Cependant, dans le cas des cultures maraîchères, sélectionneurs et pathologistes se trouvent confrontés à une triple difficulté :

- le grand nombre d'espèces et de types variétaux concernés;
- la diversité et la variabilité des virus ayant une réelle importance économique;
- et, souvent, l'absence de gènes majeurs de résistances.

Ce dernier point rend nécessaire l'exploitation de résistances partielles ou de moindres sensibilités. Celles-ci sont généralement mises en évidence dans les conditions naturelles d'infection, mais une sélection en plein champ pour ces caractères est peu efficace en raison de la présence d'autres virus et de l'irrégularité des contaminations.

On sait que la résistance d'une plante à un virus peut intervenir à des niveaux très variés du cycle biologique viral : l'inoculation, l'infection proprement dite, ou la dissémination. Cependant, les mécanismes biochimiques, sans doute divers, mis en jeu dans ces différentes formes de résistance demeurent fort mal connus.

Sur un plan méthodologique, il faut donc, dans un premier temps, définir le niveau d'action des résistances que l'on se propose d'exploiter en vue éventuellement de les associer si elles sont différentes, puis, dans un second temps, mettre au point des tests applicables en sélection permettant de différencier les plantes résistantes des plantes sensibles.

Nous présenterons quelques exemples de mécanismes de résistance rencontrés chez certaines espèces maraîchères étudiées dans les laboratoires de l'I.N.R.A. d'Avignon - Montfavet (Tableau 1) en suivant les différentes phases du cycle biologique viral. Les problèmes liés à une gestion optimale de ces résistances seront ensuite abordés.

Tableau 1. – Espèces chez lesquelles des programmes de création de variétés résistantes aux virus sont réalisés dans les Laboratoires de l'INRA d'Avignon - Montfavet.

Virus \ Espèce	Courgette	Melon	Piment	Tomate
Mosaïque du Concombre	+	+	+	+
Mosaïque de la Pastèque 1	+	+		
Mosaïque de la Pastèque 2	+	+		
Mosaïque du Tabac			+	+
Rabougrissement Jaune du Melon	+	+		
Y de la Pomme de Terre			+	
«Yellow leaf curl» de la Tomate				+

1) RÉSISTANCE A L'INOCULATION

1.1. - Résistance à la transmission de virus par les vecteurs.

Une résistance à la transmission de virus par *Aphis gossypii*, le puceron du Melon, a été observée chez certaines lignées de Melon originaires d'Extrême Orient ou d'Inde (LECOQ et al, 1979). Cette résistance gouvernée par un gène dominant (*Vat*) n'est pas spécifique d'un virus donné mais elle joue vis-à-vis de tous les virus testés et transmissibles par *A. gossypii*. Par contre, la résistance n'est pas efficace lorsqu'on considère d'autres vecteurs importants de ces virus tels que *Myzus persicae* ou *Aphis fabae* (Tab. 2) (LECOQ et al., 1980; RISSER et al., 1981).

Les variétés possédant cette forme de résistance sont sensibles aux différents virus après inoculation mécanique : il se pose donc un problème méthodologique car il est difficile d'introduire des tests de transmissions de virus par *A. gossypii* dans un programme de sélection en raison des contraintes (en temps, en occupation de serre, etc.) associées à ce type d'essai.

La démonstration du lien existant entre la résistance à la transmission et la résistance à *A. gossypii* par non acceptation, a permis de mettre au point un test très simple, déjà largement utilisé en sélection, le «test 10 pucerons» (PITRAT et LECOQ, 1980). Ce test consiste à déposer sur les plantes à éprouver au stade 1 feuille, 10 jeunes adultes aptères d'*A. gossypii*; le nombre (n) de pucerons demeurant sur la plantule 24 heures plus tard indique si la plante est sensible ($n \geqslant 8$) ou résistante ($n < 8$). La figure 1 montre l'excellente corrélation observée entre la réponse du «test 10 pucerons» et la résistance à la transmission dans deux populations en disjonction.

Tableau 2. – Spécificité de la résistance à la transmission de virus par les pucerons chez le Melon.

Virus \ Variété[1]	Charentais	P.I. 161375 Songwhan Charmi
Mosaïque du Concombre (pathotype «Song»)	90 %[2]	0 %
Mosaïque de la Pastèque 1	67 %	0 %
Mosaïque de la Pastèque 2	83 %	0 %
Rabougrissement Jaune du Melon	83 %	0 %
Puceron \ Variété[1]	**Charentais**	**P.I. 161375 Songwhan Charmi**
Aphis gossypii	90 %[3]	0 %
Aphis citricola	7 %	7 %
Aphis craccivora	18 %	12 %
Aphis fabae	13 %	7 %
Myzus persicae	67 %	45 %

1. Les variétés «Charentais» et «Songwhan Charmi» sont sensibles, après inoculations mécaniques aux différents virus étudiés.
2. Taux de transmission assurés par *Aphis gossypii* (3 pucerons/plante test).
3. Taux de transmission du virus de la Mosaïque du Concombre (pathotype «Song») (3 pucerons / plante test).

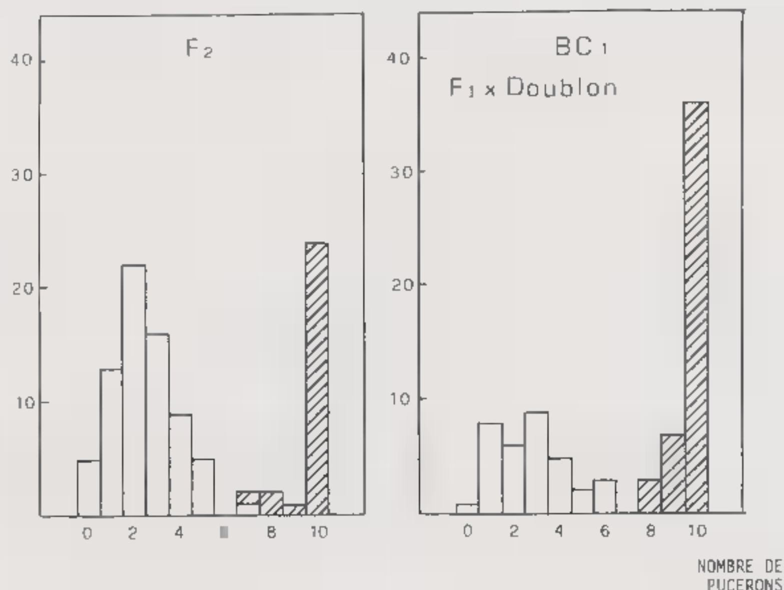


Fig. 1. – Relation existant entre la résistance à *Aphis gossypii* par non acceptation (estimée par le nombre d'adultes d'*A. gossypii* restant sur les plantes 24 h après le dépôt de 10 individus) et la résistance □ ou la sensibilité ▨ à la transmission du CMV par *A. gossypii* (après 2 inoculations par 3 pucerons virulifères par plante). Étude de 2 populations en disjonction pour ces caractères : les générations F 2 et BC 1 (F 1 x Doublon) réalisées entre une variété doublement sensible (Doublon) et une variété doublement résistante (PI 161375).

1.2 - Résistance à l'inoculation mécanique : tendance à échapper à l'infection.

Lors de tests d'inoculation artificielle de CMV à divers génotypes de Piment, il s'est avéré que quelques uns montraient des taux de plantes échappées à l'infection plus élevés que la normale. Trois introductions non apparentées et proches du type sauvage qui présentaient cette propriété ont été étudiées : «Rama», «Perennial» et «PM 687» (POCHARD, 1977 et données non publiées).

Par analogie avec les résultats de TROUTMAN et FULTON (1958) obtenus chez le Tabac, il est apparu possible de révéler cette propriété par des tests quantitatifs à l'échelle de la feuille contaminée : le nombre de foyers infectieux primaires obtenus après frottis devrait, en effet, être plus faible que chez les autres variétés. L'emploi d'une souche déficiente (CMV-N de FULTON) ne donnant que des lésions locales facilement comptables, s'est révélé un outil privilégié. Les 3 géniteurs présentent, en effet, beaucoup moins de lésions locales que les autres variétés (Tab. 3) (POCHARD, 1977).

Tableau 3. — Relation entre la tendance à échapper à l'infection après inoculation mécanique d'une souche de CMV normalement virulente (souche TL) et le nombre de lésions locales provoquées par la souche N de CMV chez le piment. Comparaison de 3 variétés sensibles et de 3 variétés partiellement résistantes.

Variétés	Sensibles			Résistantes		
	Yolo Wonder	Yolo Y	Narval	PM 687	Perennial	Rama
Nombre de lésions locales[1] (souche N)	47,3	77,9	48,3	3,0	3,4	0,03
Intervalle de confiance	2,6	5,0	4,3	0,4	0,6	–
Pourcentage de plantes échappées[1] (souche TL)	10 %	–	–	40 %	94 %	83 %

1. L'inoculation est réalisée par frottis, en présence de Carborundum, des 1ères et 2èmes feuilles de jeunes plantules.

Ce phénomène se manifeste aussi en présence des souches normalement virulentes isolées dans le sud de la France mais le comptage des foyers infectieux est beaucoup plus incertain, surtout chez les plantes sensibles. Sur un ensemble de 5 souches, le coefficient de réduction a varié de 3 à 110 suivant la souche et le génotype, en comparaison à un témoin non résistant.

Les différents géniteurs ont été croisés avec la variété sensible «Yolo Wonder» afin de préciser le mode de transmission héréditaire de ces propriétés. Chez «Rama», un gène majeur dominant est responsable de la réduction d'un facteur de 250 environ du nombre de lésions locales induites par la souche N (POCHARD, 1982). Chez «Perennial» et «PM 687», on observe une hérédité polygénique récessive. La recherche de structures cellulaires associées à ces propriétés pourrait permettre de préciser l'origine de cette forme de résistance.

2) RÉSISTANCE A LA MIGRATION DU VIRUS DANS LA PLANTE

2.1 - Séquestration dans l'organe contaminé.

Chez la Tomate, il existe deux allèles dominants : *Tm2* et *Tm2*^{2} – tous deux issus de l'espèce sauvage *Lycopersicon peruvianum* – gouvernant une résistance par hypersensibilité au TMV (Tab. 4) (LATERROT, 1973, 1977). La sélection pour chacun de ces allèles est aisée : l'inoculation mécanique d'une souche «jaune» de race «commune» (race 0) de TMV permet de séparer 10 jours plus tard les plantes sensibles (qui présentent une mosaïque), des plantes résistantes (qui ne présentent pas de symptômes, ou seulement des lésions nécrotiques sur les organes contaminés lorsque l'inoculation a lieu sur les cotylédons).

On connaît un pathotype de TMV adapté à *Tm2* (race 2) mais il n'a pas été rencontré de souches adaptées à *Tm2*^{2}. Par ailleurs à l'état hétérozygote, des nécroses graves peuvent apparaître sur les parties végétatives et sur les fruits lorsque la température, la lumière et la pression d'inoculum sont élevées : il apparaît donc que si ce type de résistance n'offre pas de difficulté au sélectionneur sur un plan méthodologique, son emploi dans la création de variétés résistantes nécessite une connaissance précise de la variabilité du virus d'une part, et de l'efficacité de la résistance dans diverses conditions de milieu d'autre part (LATERROT, 1973).

La séquestration du virus dans l'organe inoculé ne s'accompagne pas toujours de réactions nécrotiques : ainsi les plantes de la lignée PI 161375 de Melon contaminées par les souches «communes» de CMV présentent seulement des tâches chlorotiques sur l'organe contaminé, et pas de symptômes généralisés. Le tri entre plantes sensibles et résistantes est ici aussi très simple, les premières présentant des symptômes de mosaïque généralisée et les secondes pas de symptômes (RISSER et al., 1977).

2.2 - Localisation dans certains secteurs de la plante.

L'observation attentive des collections de Piment en plein champ fait apparaître le comportement remarquable de quelques génotypes de *Capsicum annuum* («Piment sucette», «Antibois», «Niora» ...) et de *C. baccatum* (Pen 3-4) vis-à-vis du CMV. Sur certaines plantes, on peut apercevoir simultanément des secteurs très malades et d'autres qui restent sains pendant de longues périodes. Le virus n'est pas mis en évidence par rétroinoculation dans les secteurs d'apparence saine. Il semble donc que ces plantes aient la possibilité de limiter la migration du virus d'un rameau à l'autre.

Il est possible de reproduire à volonté ce phénomène de localisation sectorielle grâce à un test comportant la décapitation de jeunes plantes possédant 4 à 6 feuilles étalées (fig. 2) (POCHARD, 1977). Un temps de latence est nécessaire entre la décapitation et l'inoculation pour permettre une certaine «maturation» des tissus. Le critère principal est le temps nécessaire pour que le virus diffuse du rameau axillaire correspondant à la feuille inoculée au rameau situé plus haut (fig. 3).

<table>
<tr><td colspan="2">LOCUS</td><td>Tm1</td><td colspan="3">Tm2</td></tr>
<tr><td colspan="2">Chromosome</td><td>5</td><td colspan="3">9</td></tr>
<tr><td colspan="2">Source</td><td>L. hirsutum</td><td colspan="3">L. peruvianum</td></tr>
<tr><td colspan="2" rowspan="2">Allèle</td><td rowspan="2">Tm1 = Tm</td><td colspan="2">Tm2</td><td rowspan="2">$Tm2^2$ = $Tm2^a$</td></tr>
<tr><td>avec nv</td><td>sans nv</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Réaction envers les pathotypes</td><td>0</td><td>tolérance</td><td colspan="2">résistance</td><td>résistance</td></tr>
<tr><td>1</td><td>sensibilité</td><td colspan="2">résistance</td><td>résistance</td></tr>
<tr><td>2</td><td>tolérance</td><td colspan="2">sensibilité</td><td>résistance</td></tr>
<tr><td colspan="2" rowspan="3">Défauts ou limites</td><td colspan="4">faible fertilité à l'état homozygote</td></tr>
<tr><td rowspan="2">généralisation du pathotype 1</td><td colspan="3">réaction nécrotique à haute température à l'état hétérozygote</td></tr>
<tr><td colspan="2">faible</td><td>importante</td></tr>
<tr><td colspan="2">Solutions actuelles</td><td>Hybrides F1</td><td colspan="3">$Tm2^2Tm1$ / $Tm2^2+Tm1+$
$Tm2^2$ / $Tm2^2$</td></tr>
</table>

Tableau 4. — Composantes de la résistance de la Tomate au virus de la Mosaïque du Tabac (TMV)

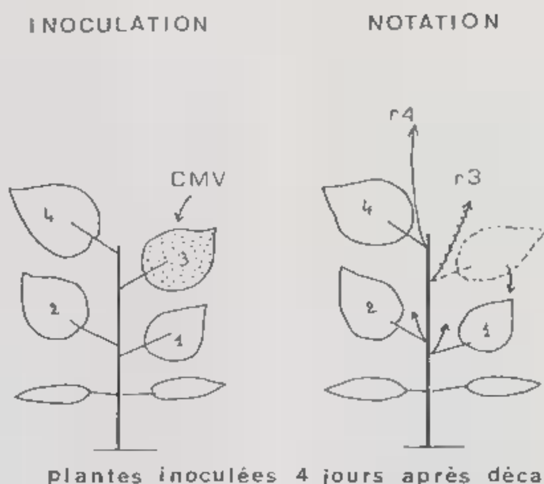


Fig. 2. — Test de décapitation utilisé pour mettre en évidence chez le Piment, la localisation du CMV à certains secteurs de plantes (r_3, r_4 = rameaux axillaires correspondant à la feuille inoculée et à la feuille située un rang plus haut).

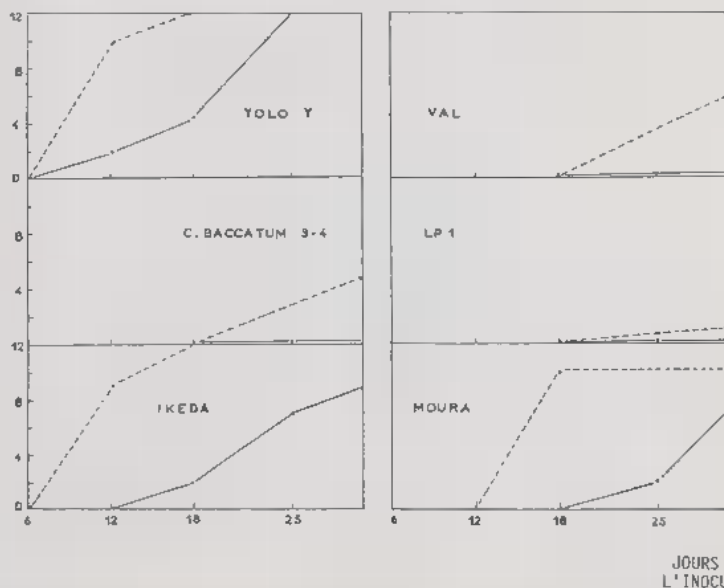


Fig. 3. — Progression des symptômes de mosaïque sur les rameaux axillaires apparus après le test de décapitation chez diverses variétés de Piments. Inoculation sur la 3ème feuille par la souche de CMV Ter 75. - - - - - rameau r_3; ——— rameau r_4 (voir la fig. 2).

Deux sources principales de résistance ont été utilisées et plusieurs sources secondaires d'origines aussi variées que possible. Par recombinaison progressive on a pu obtenir des lignées qui montrent un niveau de résistance, en inoculation artificielle comme [redacted] plein champ, très supérieur à celui des meilleurs parents. Il devient donc nécessaire de mettre au point des tests plus sévères ou de trouver des souches de virus d'une agressivité supérieure pour continuer à progresser (POCHARD, 1977 et données non publiées).

3) RÉSISTANCE A LA MULTIPLICATION VIRALE

Cette forme de résistance est vraisemblablement assez courante mais généralement négligée en raison de la difficulté de doser avec précision les virus dans les tissus foliaires et donc de définir un outil fiable de sélection.

Dans le cas du couple TMV/Tomate, on connaît une résistance de ce type gouvernée par un gène dominant (*Tm*1) issu de *Lycopersicon hirsutum* (Tab. 4) (LATERROT, 1973, 1977). La sélection pour ce caractère est aisée du fait du retard dans l'apparition des symptômes observé chez les variétés possédant *Tm* 1 : un tri précoce, 10 jours après l'inoculation mécanique d'une race commune (race 0), permet donc de séparer les plantes résistantes des plantes sensibles.

On observe également chez certaines lignées de Melon qui possèdent une résistance efficace vis-à-vis des souches «communes» de CMV, une moindre sensibilité à l'égard des souches adaptées, les souches «Song», qui s'exprime entre autres caractères, par une moindre multiplication virale, décelable tant

Tableau 5. — Résistance au CMV chez le Melon : réduction de la multiplication virale (les différents dosages correspondent à des essais indépendants).

Variétés / Dosage	Charentais	PI 161375 Songwhan Charmi
Biologique sur *Vigna sinensis* (nombre moyen de lésions locales / feuille)	60	0,5
Sérologique Méthode E.L.I.S.A. (µg/ml d'extrait)	246	<1
Rétroinoculation par *Myzus persicae* (taux de transmission en %)	50[1]	22[1]
Rétroinoculation par *Aphis gossypii* (taux de transmission en %)	64[1]	31[1]

1. pourcentage de plantes tests (Charentais) infectées : un puceron ayant acquis le CMV (Pathotype «Song») pendant 2,5 min sur «Songwhan Charmi» ou «Charentais» est déposé par plante test.

par tests biologiques (indexage sur l'hôte hypersensible : *Vigna sinensis*) que sérologiques (test ELISA) (Tab. 5). Une situation analogue est rencontrée chez certaines lignées de Piment vis-à-vis du CMV (MARCHOUX et al., 1967 et données non publiées).

Le test biologique est difficilement utilisable en sélection en raison de l'importante variabilité de la réponse du *V. sinensis* et de la présence, chez certaines lignées, d'inhibiteurs pouvant modifier la relation existant,dans certaines gammes de dilution, entre le nombre de lésions locales produites et la concentration en particules virales. C'est pourquoi, des essais sont actuellement entrepris pour rendre quantitative la méthode ELISA (DEVERGNE et CARDIN, résultats non publiés). L'intérêt pratique de ce type de résistance réside dans le fait que les plantes infectées seront des sources moins efficaces de virus pour les pucerons vecteurs que les variétés sensibles (Tab. 5).

4) RÉSISTANCE A L'ACQUISITION DE VIRUS PAR LES VECTEURS

L'ultime phase du cycle biologique viral correspond au stade où la plante est infectée et va devenir une source de virus pour les vecteurs qui iront alors contaminer de nouvelles plantes dans la culture ou dans des cultures voisines.

La résistance à la multiplication de virus, nous venons de le voir, peut se traduire par une réduction du taux d'acquisition de ce virus par ses vecteurs (Tab. 5), ce qui dans une certaine mesure devrait ralentir le développement des épidémies virales. On peut également concevoir des résistances n'intervenant qu'au niveau de l'acquisition des virus : en particulier dans le cas desPotyvirus, il a été mis en évidence une substance, le «facteur assistant» («helper component» des Anglo Saxons) nécessaire à la fixation du virus au stylet du puceron vecteur (PIRONE, 1977). Chez le Melon, le Virus de la Mosaïque de la Pastèque 2 (WMV 2) est un potyvirus grave pour lequel on ne connaît pas encore de résistance, si ce n'est la résistance à la transmission par *A. gossypii* (LECOQ et al., 1980). Nous cherchons actuellement dans cette espèce des variétés chez lesquelles la synthèse de «facteur assistant» ne serait pas assurée. Dans ce cas, il n'y aurait pas de développement secondaire des épidémies puisque les plantes, même infectées, ne pourraient plus être des sources de virus.

CONCLUSION

STRATÉGIE DE CRÉATION VARIÉTALE POUR L'EXPLOITATION DE RÉSISTANCES PARTIELLES

On peut théoriquement distinguer 4 étapes successives dans la mise en œuvre d'un programme de création de variétés résistantes aux virus. Dans la première, on cherche à identifier des mécanismes précis et à mettre au point des tests

d'évaluation quantitative aussi simples et aussi fiables que possible. La seconde étape consiste à repérer les génotypes non apparentés qui présentent le mécanisme choisi au plus haut niveau. Dans la troisième étape, la plus longue et la plus complexe, on cherche à effectuer le maximum de recombinaisons de gènes utiles. La quatrième étape est la fixation et la comparaison aux parents d'origines, des lignées ou populations transgressives qui présentent des associations encore inédites de caractères favorables.

Dans le cas du Piment et du CMV, on a choisi de traiter de façon complètement séparée les 3 filières liées aux 3 principaux mécanismes de résistance identifiés.

Seule, la filière comportant l'exploitation de la résistance à la migration du virus est près d'aboutir. Le nombre total de générations nécessaire à l'obtention des premières variétés fixées présentant des caractéristiques agronomiques intéressantes n'aura pas été inférieur à 22 à partir de l'espèce voisine *C. baccatum*, l'une des principales sources utilisées. Alors que l'on ne disposait, au départ, que de moindres sensibilités au champ qui paraissaient très difficilement exploitables, on a déjà obtenu des lignées d'un niveau de résistance en plein champ encore jamais observé, et il semble que cette filière n'ait pas encore montré les limites de ses potentialités. On peut donc espérer aboutir, en fin de programme, à une résistance de très haut niveau, avoisinant peut-être l'immunité. Si les autres filières s'avèrent aussi productives, il ne sera sans doute pas nécessaire de faire une recombinaison d'ensemble. Nous garderons, au contraire, la possibilité d'utiliser chacun des mécanismes de résistance dans une sorte de rotation afin d'éviter une adaptation de l'agent pathogène.

Dans le cas de la Tomate et du TMV, la stratégie de création variétale a du prendre en compte deux aspects : les liens existants entre résistance et caractères agronomiques défavorables d'une part (*Tm2* et nanisme chlorotique contrôlé par l'allèle *nv*, mauvaise fertilité des plantes homozygotes pour *Tm1*, nécroses associées aux hétérozygotes pour *Tm2* ou pour $Tm2^2$) et la variabilité du virus d'autre part. L'une des solutions proposées est l'association à l'état hétérozygote de *Tm1* et *Tm2* (Tab. 4) (LATERROT, 1973, 1977). Cette combinaison assure une protection totale envers les souches les plus fréquentes ainsi que vis-à-vis d'une souche hollandaise nécrogène sur les plantes homozygotes pour $Tm2^2$; mais elle ne permet pas d'éviter les nécroses que peut provoquer la race 1 par température et ensoleillement élevé. Plus de la moitié des tomates sous serre sont des hybrides résistants au TMV possédant cette combinaison génétique qui, dans des conditions pratiques des cultures assure une protection quasi absolue.

STRATÉGIE DE GESTION DES VARIÉTÉS POSSÉDANT DES RÉSISTANCES PARTIELLES

Dans certains cas comme pour le Melon et le CMV, l'association de l'ensemble des mécanismes de résistance que l'on connaisse à ce jour n'assure pas une pro-

tection complète de la culture, et, en particulier dans certaines conditions épidémiologiques, des attaques de CMV préjudiciables à la production peuvent se développer chez les variétés à résistance partielle.

Dans une telle situation, il est possible d'intervenir sur l'environnement de la culture afin de retarder le développement des épidémies virales. L'association de l'emploi de variétés à résistance partielle et de pratiques culturales telles que l'élimination des sources de virus et l'utilisation de paillages plastiques – dans le cadre d'une lutte intégrée – aboutit alors à une protection efficace de la culture (Fig. 4) (LECOQ et PITRAT, 1982, a et b).

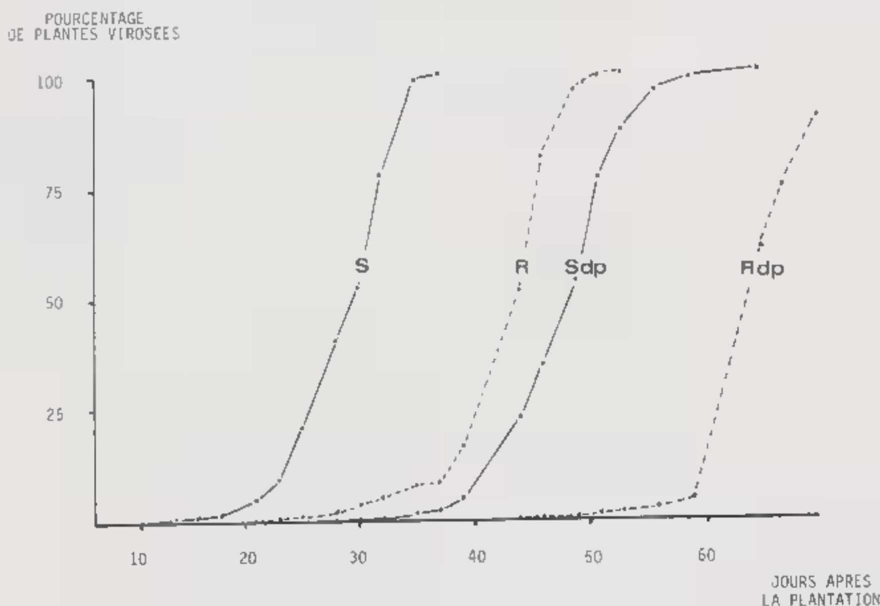


Fig. 4. – Développement des épidémies de virus dans des parcelles de variétés de Melon sensible (S) ou partiellement résistante au CMV (R). Certaines parcelles (dp) étaient paillées à l'aide de plastique transparent et leurs abords soigneusement désherbés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LATERROT H., 1973 – Résistance de la Tomate au virus de la Mosaïque du Tabac. Difficultés rencontrées pour la sélection de variétés résistantes. *Ann. Amélior. Plantes*, 23 : 287-313.

LATERROT H., 1977 – Résistance de la Tomate au virus de la Mosaïque du Tabac. État actuel de la sélection. P.H.M. *Revue Horticole* n° 175 : 3-7.

LECOQ H., COHEN S., PITRAT M., LABONNE G., 1979 — Resistance to Cucumber Mosaic Virus transmission by aphids in *Cucumis melo*. *Phytopathology*, 69 (12) : 1223-1225.

LECOQ H., LABONNE G., PITRAT M., 1980 — Specificity of resistance to virus transmission by aphids in *Cucumis melo*. *Ann. Phytopathol.*, 12 (2) : 139-144.

LECOQ H., PITRAT M., 1982 a — Field experiments on the integrated control of aphid-borne viruses in muskmelon. *In* «Plant Virus Epidemiology», J.M. Thresh et R.T. Plumb Ed., Blackwell Oxford (sous presse).

LECOQ H., PITRAT M., 1982 b — Élements pour une stratégie de lutte génétique et culturale contre le CMV chez le Melon. Les colloques de l'INRA, 11 : 45-58.

LOEBENSTEIN G., RACCAH B., 1980 — Control of non persistently transmitted aphid-borne viruses. *Phytoparasitica*, 8 (3) : 221-235.

MARCHOUX G., MARROU J., MIGLIORI A., 1967 — Variation de la concentration en virus de la Mosaïque du Concombre au cours de l'infection chez différentes plantes. Cas du Piment. *Rapport Activité Stat. Pathol. Végét. Montfavet* : 95-114.

PITRAT M., LECOQ H., 1980 — Inheritance of resistance to Cucumber Mosaic Virus transmission by *Aphis gossypii* in *Cucumis melo*. *Phytopathology*, 70 (10) : 958-961.

PIRONE T.P., 1977 — Accessory factors in non persistent virus transmission. *In* «Aphids as Virus Vectors», K.F. Harris et K. Maramorosch Ed., Academic Press, N. Y. : 221-223.

POCHARD E., 1977 — Méthodes pour l'étude de la résistance partielle au Virus de la Mosaïque du Concombre chez le Piment. *Capsicum* 77, C.R. 3ème Congrès Eucarpia, Montfavet-Avignon, 93-104.

POCHARD E., 1982 — A major gene with quantitative effect on two different viruses, CMV and TMV. *Capsicum* - Newsletter, 1 : 54-56.

RISSER G., PITRAT M., LECOQ H., RODE J.C., 1981 — Sensibilité variétale du Melon (*Cucumis melo* L.) au virus du rabougrissement jaune du Melon (MYSV) et à sa transmission par *Aphis gossypii*. Hérédité de la réaction de flétrissement. *Agronomie*, 1 (10) : 835-838.

RISSER F., PITRAT M., RODE J.C., 1977 — Étude de la résistance du Melon (*Cucumis melo* L.) au Virus de la Mosaïque du Concombre. *Ann. Amélior. Plantes*, 27 (5) : 509-522.

TROUTMAN J.L., FULTON R.W., 1958 — Resistance in Tobacco to Cucumber Mosaic Virus. *Virology*, 6 : 301-316.

ZITTER T.A., SIMONS J.N., 1980 — Management of viruses by alteration of vector efficiency and by cultural practices. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 18 : 289-310.

Source : MNHN, Paris

POSSIBILITÉS DE SÉLECTION POUR L'APTITUDE A LA PRÉMUNITION DANS LE CAS DU PIÉTIN-ÉCHAUDAGE DES CÉRÉALES

(GAEUMANNOMYCES GRAMINIS)

par J.M. LEMAIRE*, G. DOUSSINAULT**,
P. LUCAS**, B. PERRATON**, A. MESSAGER**

RÉSUMÉ. — La lutte biologique contre le Piétin-échaudage des céréales est basée sur la perte d'agressivité naturelle (ou provoquée) des souches sauvages agressives et par ailleurs sur l'aptitude de l'hôte à la prémunition. Des souches hypoagressives de *Gaeumannomyces graminis* inoculées à un Blé, provoquent des réactions de défense vis-à-vis des souches naturelles agressives. La résistance induite ainsi réalisée, varie dans sa réponse en fonction du cultivar, et une telle variabilité est exploitée, depuis 1973, dans un programme de sélection original ayant pour objectif de créer des cultivars bien adaptés à la prémunition.

La présente communication a pour objet de décrire les méthodes de sélection (basées sur la méthode des bulks), les techniques d'appréciation de la qualité des géniteurs et des variétés pour l'aptitude à la prémunition et les résultats déjà obtenus qui montrent l'intérêt de ce critère original de sélection.

SUMMARY. — The biological control of cereals take-all is based on the natural or induced decrease of agressivity of the fungus and on the host capacity of cross-protection. Hypoagressive isolates of *Gaeumannomyces graminis* inoculated to a wheat induce some resistance capacity against normal agressive fungus of the soil. This induced resistance is variable among the wheat cultivars. The variability has been used in [redacted] original selection program since 1973; we want to improve the level and the stability of cross protection capacity in selected lines.

The methods of selection (using the bulk technic), the tests to appreciate the value of genitors and selected lines [redacted] described in this paper. The first results are encouraging and point out the interest of this original method of selection.

* Station de Pathologie Végétale, INRA, Centre de Recherches Agronomiques d'Avignon Domaine St Maurice - 84140 Montfavet.

** Stations d'Amélioration des Plantes et de Pathologie Végétale, INRA, Domaine de la Motte-au-Vicomte, 35650 Le Rheu.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 3 (1982).

INTRODUCTION

Le piétin-échaudage des céréales provoqué par *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx et Olivier = *Ophiobolus graminis* Sacc. est une maladie grave dans les assolements céréaliers intensifs. C'est un des facteurs biologiques qui limite la durée des successions de blés ou d'orges en entrainant des chutes de rendements importantes parfois dès le 2ème blé, le plus souvent après 3 ou 4 années de monoculture.

Le champignon responsable, d'origine tellurique, n'est pas, pour l'instant, détruit par des traitements fongicides. Il n'existe par ailleurs, que très peu d'espoir de mettre au point des variétés résistantes, aucun géniteur, aucune espèce voisine du blé ne présente un niveau de résistance intéressant. D'où l'intérêt de poursuivre les recherches relatives à une méthode de lutte biologique basée sur la découverte et l'exploitation de souches hypoagressives du même parasite (LEMAIRE, 1973; WONG, 1975) ou de champignons voisins (DEACON, 1976).

Le principe de cette méthode repose sur l'évolution d'un phénomène naturel : en culture continue de Blé, les attaques de Piétin-échaudage apparaissent généralement dès la 2ème ou la 3ème année de monoculture pour atteindre un maximum d'intensité en 4ème ou 5ème année. Ensuite une atténuation naturelle de la maladie se crée (GARRETT, 1970; LEMAIRE et COPPENET, 1968) qui semble en relation avec la perte d'agressivité des souches de *G. graminis* et les modifications de métabolismes sous l'effet semble-t-il de particules virales (LAPIERRE et al., 1970; FERAULT, 1980).

En introduisant dans le sol des souches hypoagressives virosées on parvient à prévenir les attaques graves de Piétin-échaudage (LEMAIRE et JOUAN, 1973). L'effet du traitement est double. Il semble d'une part qu'il y ait contagion du facteur hypoagressif de l'inoculum apporté, aux souches agressives naturelles (LEMAIRE et al., 1976); et que d'autre part, la souche hypoagressive induise une certaine résistance chez la plante sur laquelle elle s'installe (TIVOLI et al., 1974).

Le niveau de résistance induite, varie en fonction du cultivar, d'où l'idée dès 1973, de chercher à sélectionner pour ce critère qualitatif qu'est l'aptitude à la prémunition ou à la résistance induite.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — LES GÉNITEURS

Les géniteurs ont été choisis parmi les cultivars placés dans trois situations différentes en premier Blé (1), en 2ème ou 3ème Blé (quand apparaissent les dégâts de Piétin-échaudage) (2), dans une parcelle en 2ème ou 3ème Blé dont le précédent cultural est un blé inoculé avec une souche hypoagressive et eux-

mêmes inoculés (3).

Les cultivars dont les différences de rendements entre la situation (1) et la situation (3) sont faibles et dont les différences de rendement entre les situations (3) et (2) sont élevés, sont choisis pour leur meilleure aptitude à la prémunition.

Des tests in vitro confirment ce choix.

Parmi les cultivars intéressants, nous avons retenu :

Kavkaz : variété issue d'un croisement interspécifique entre le Blé et le Seigle (K)

Maris-Bilbo : lignée demi-naine obtenue en Grande Bretagne (P.B.I. Cambridge) (TL 34).

Lutin, **Maris- Huntsman**, et les géniteurs obtenus à la station d'Amélioration des plantes de Rennes : (V.P.M. x Moisson) **9**; (V.P.M. x Moisson) **4**; **Roazon**; (Champlein x Aronde) **68**; Cappelle x Élite) **24**. (DOUSSINAULT et al., 1974).

2. — LES CROISEMENTS

Dès 1973, les croisements suivants furent réalisés :

(V.P.M. x Moisson) 4 x Maris- Huntsman;
(Cappelle x Élite) x (V.P.M. x Moisson) 9;
(Champlein x Aronde) 68 x (V.P.M. x Moisson) 9;
(TL 34) x (K)

Un deuxième cycle de sélection est entrepris dans des croisements meilleurs lignées issues des croisements précédents et ayant des origines différentes.

3. — LES SOUCHES DE *G. GRAMINIS*; LES TECHNIQUES D'INOCULATION

Deux types de souches servent dans les essais. Une souche hypoagressive (a) (911 de la collection) isolée en 1969 d'une monoculture de blé à Quimper, et différentes souches agressives isolées l'année précédant les essais et dont on vérifie préalablement le pouvoir pathogène.

La souche hypoagressive est apportée aux semences par un enrobage à base d'une poudre contenant l'inoculum et constituée du mycélium et de grain d'orge (support de sa croissance). A cette poudre de base sont ajoutés des adjuvants qui permettent de faire adhérer de 5 à 10 kg de poudre par quintal de semences.

4. — TECHNIQUE DE SÉLECTION (Fig. 1)

La technique est adaptée de la méthode dite des Bulks, proposée par NILSSON EHLE en 1908. Elle consiste à semer en mélange les descendants d'un croisement, laisser agir la sélection naturelle, semer à nouveau le produit de l'année précédente jusqu'à atteinte de l'homozygotie.

Les modifications proposées concernent :

le milieu :

Les blés enrobés sont semés dans des parcelles susceptibles d'êtra attaquées

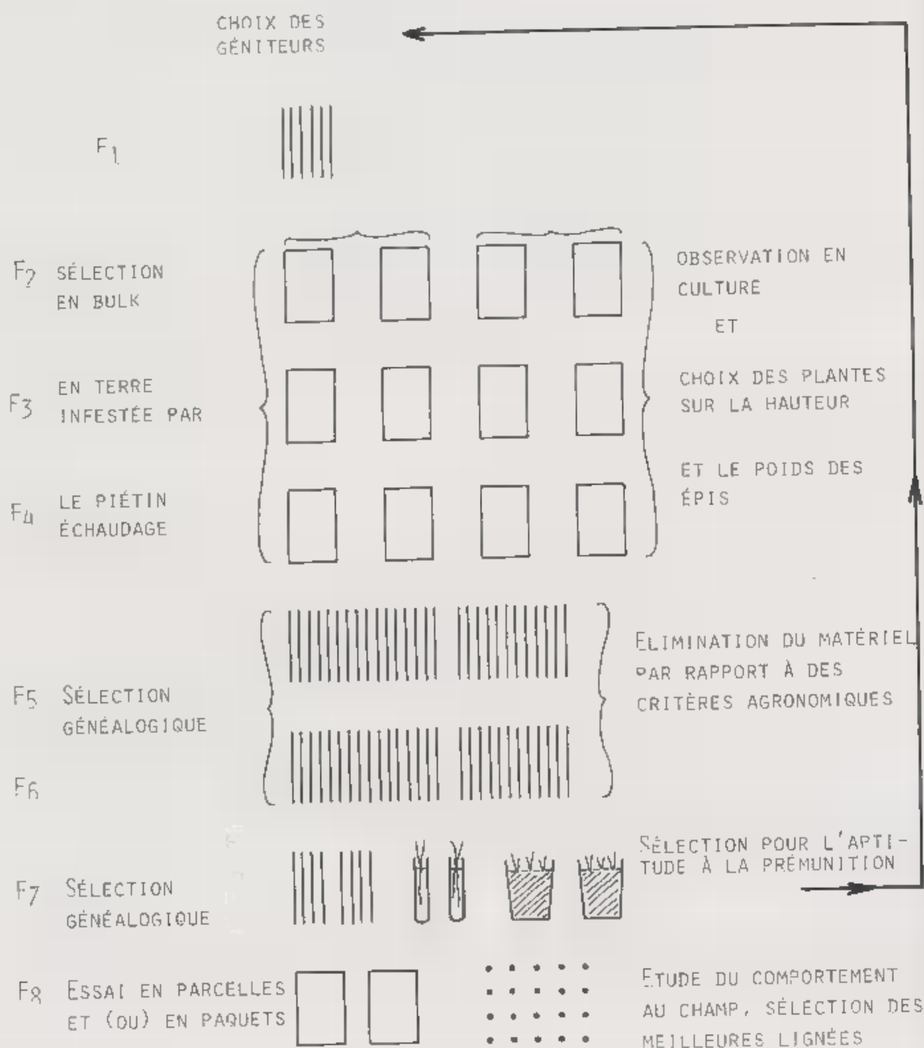


Fig. 1. – Schéma d'un cycle de sélection pour l'aptitude à la prémunition.

d'une façon naturelle par le Piétin-échaudage (soit second blé lorsque la tête d'assolement est le Maïs, soit troisième blé lorsque le blé succède à une crucifère ou une légumineuse), le blé précédent étant lui-même enrobé avec une souche hypoagressive de *G. graminis*. La notation de la préssion de sélection est appréciée par la cartographie des foyers de Piétin-échaudage et leur évolution (Fig. 2).

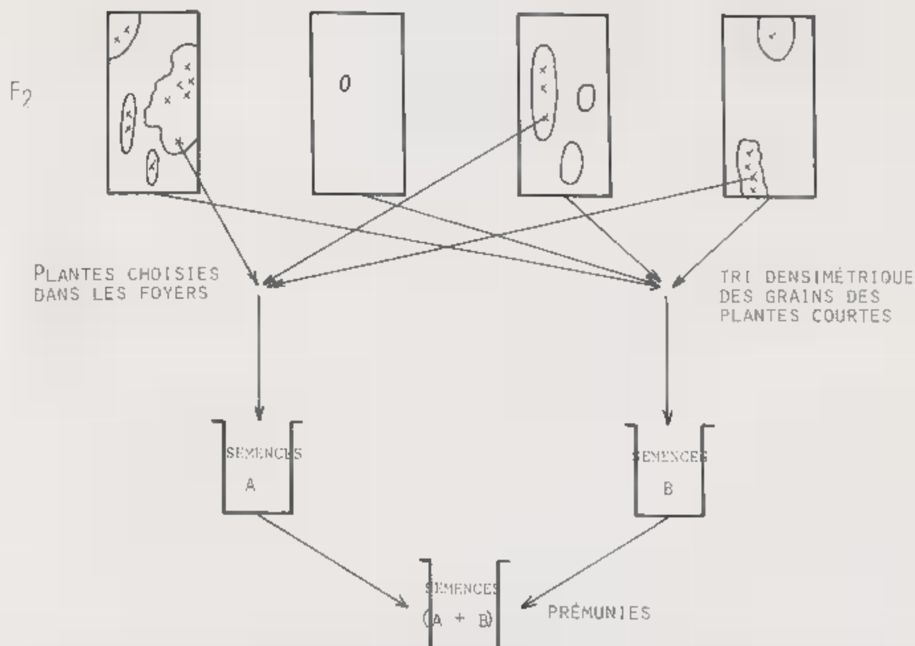


Fig. 2. — Schéma de la sélection d'un croisement en F2, F3 ou F4 pour l'aptitude à la prémunition au piétin-échaudage.

le choix des plantes :

Après élimination des plantes hautes, on choisit des plantes non échaudées à l'intérieur des foyers ou, lorsque la maladie est généralisée, on trie les grains non échaudés.

la durée du Bulk :

Elle est limitée à 3 ans, F2, F3, F4 et s'achève par un ultime choix des plantes : (les plus saines dans les foyers, ou les plantes les plus courtes ayant un poids d'épi élevé en dehors des foyers).

Ensuite débute une sélection généalogique classique sur les caractères agronomiques visibles en pépinière en F5 et F6. Enfin, les descendants retenus sont semés en pépinière et analysés pour leur réponse à la prémunition.

5. — TESTS POUR L'APTITUDE A LA PRÉMUNITION (Fig. 3).

L'aptitude à la prémunition est mesurée in vitro en tubes remplis de perlite selon la technique décrite par TIVOLI et al. (1974) à la différence près que l'inoculum hypoagressif est apporté sous forme d'enrobage. L'indice de nécrose :

I = Longueur de nécrose ▬ ▬ / Nombre de racines ayant atteint l'inoculum des blés inoculés et des blés témoins est mesuré dans le temps.

Une épreuve en vase de végétation complète le test in vitro. Des semences enrobées ou non sont mises en vase de végétation contenant un mélange terreux et dans lequel un inoculum agressif a été localisé.

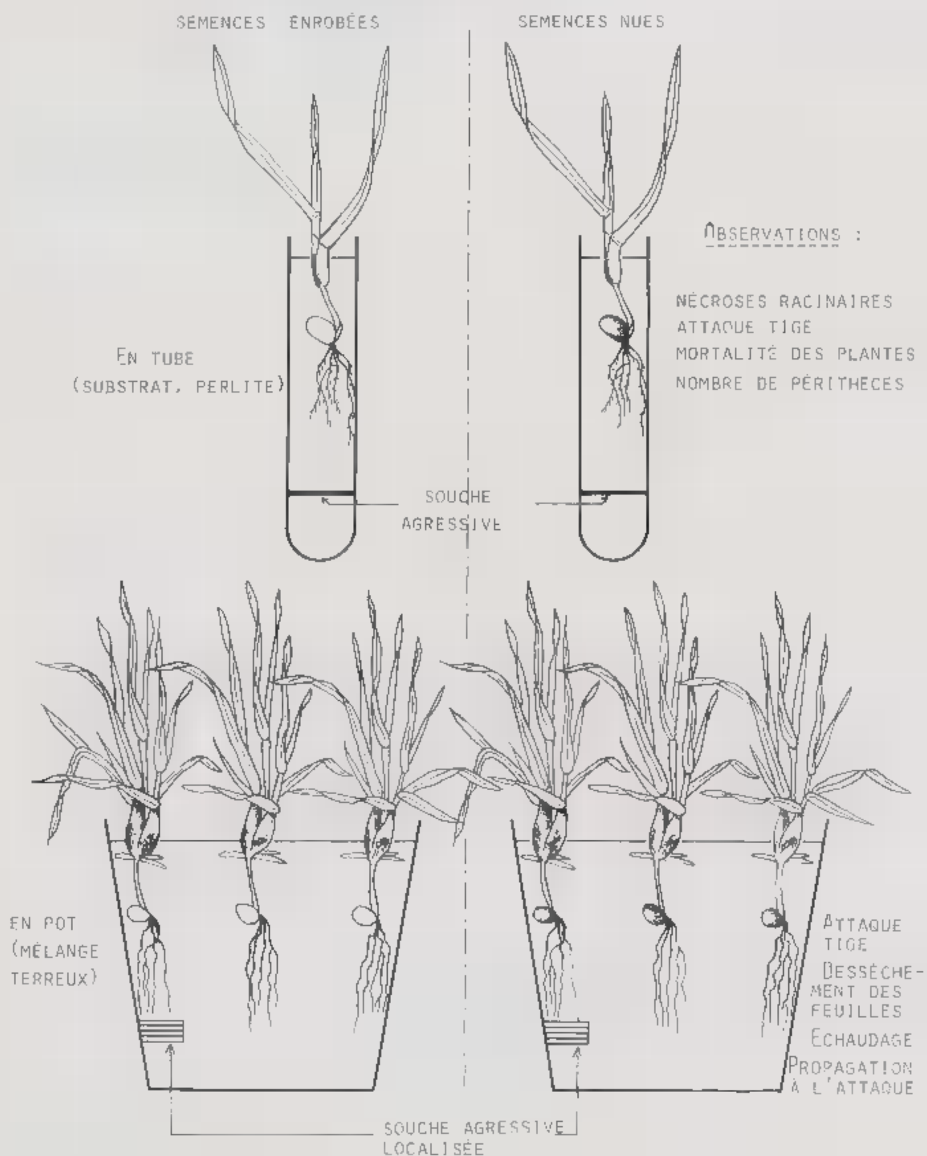


Fig. 3. — Analyse de l'aptitude à la prémunition.

A l'issu de ces tests, les lignées qui répondent le mieux à la prémunition servent à leur tour de géniteur et sont étudiées au champ à la fois pour leur valeur agronomique propre et pour leur adaptation aux assolements céréaliers intensifs.

RÉSULTATS

1. – OBSERVATION DES «BULKS»

Trois croisements effectués en 1973 : TL 34 x K, TB 3.8.B x V.M., VM_4 x K, ont été récoltés en 1975 (F2), semés après sélection et récoltés en 1976. La hauteur moyenne ainsi que le poids moyen de l'épi sont modifiés par l'enrobage ce qui permet de retenir pour l'année suivante des limites plus restrictives (Tab. 1).

Tableau 1. – Influence de l'enrobage des semences avec une souche hypoagressive de *G. graminis* sur la récolte des plantes F2 et F3

Croisements	Condition des "Bulks"	F 2 1974 - 1975 Récolte		Limite retenue		F 3 1975 - 1976 Récolte		Limite retenue	
		H en [illegible]	Poids 1 épi en g	H < à en cm	p > à en g.	H en cm	Poids 1 épi en g	H < à en cm	p > à en g.
TL 34 x K	0	[illegible]	1,97	80	[illegible]	64	2,46	[illegible]	2,50
	T	65	1,96	75	2,1	[illegible]	2,73	65	2,90
TB 3.8. B x V.M.	0	84	1,82	85	2	[illegible]	2,11	[illegible]	2,10
	T	[illegible]	1,61	[illegible]	2	70	2,14	75	2,30
VM_4 x K	0	90	2	90	2	78	2,05	80	2,05
	T	77	1,7	[illegible]	2	67	2,46	68	2,80

[illegible] : sans traitement biologique des semences
T : avec traitement biologique des semences

La réduction de la hauteur moyenne des plantes lorsque les semences ont été inoculées provient surtout de la réduction de taille des plantes les plus hautes, il s'agirait plutôt d'une modification physiologique apportée par le traitement.

L'augmentation du poids de grain par épi est surtout liée à une diminution du nombre de plantes à poids de grain par épi faible.

Enfin, la diminution des variances taille des plantes et poids moyen d'un épi est due à une réduction globale des attaques de Piétin-échaudage.

2. – APTITUDE A LA PRÉMUNITION

Les indices de nécrose calculés dans l'épreuve en tube perlite pour les blés témoins et les blés inoculés issus du croisement TL 34 x K sont placés sur le

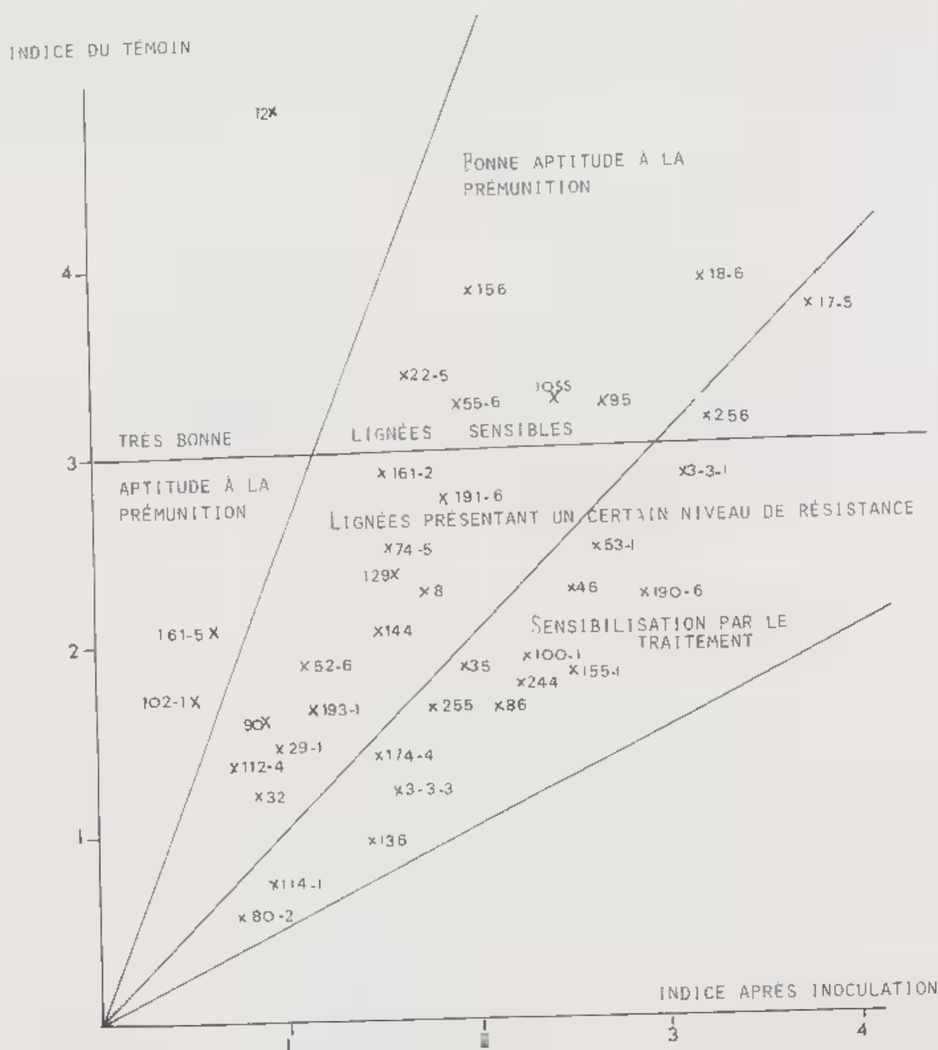


Fig. 4. — Classement des lignées selon leur sensibilité et leur aptitude à la prémunition.

graphique de la figure 4. En abscisse, sont portés les indices de nécrose des blés inoculés, en ordonnées ceux des blés témoins. Chaque cultivar est représenté par un point; ceux qui sont situés au-dessus de la première bissectrice correspondent à des blés qui, dans les conditions de l'expérience, sont sensibilisé par le traitement biologique.

Par ailleurs, on peut noter que plus l'indice de nécrose est élevé chez le témoin, plus le blé est sensible au Piétin-échaudage.

Du graphique de la figure 4, on peut retenir les cultivar 102-1, 12, 161-5 notamment.

Une deuxième notation des nécroses racinaires permet d'apprécier leur évolution plus ou moins rapide. Un cultivar inoculé dont les nécroses évoluent moins vite par rapport à son homologue témoin, présente un intérêt appréciable.

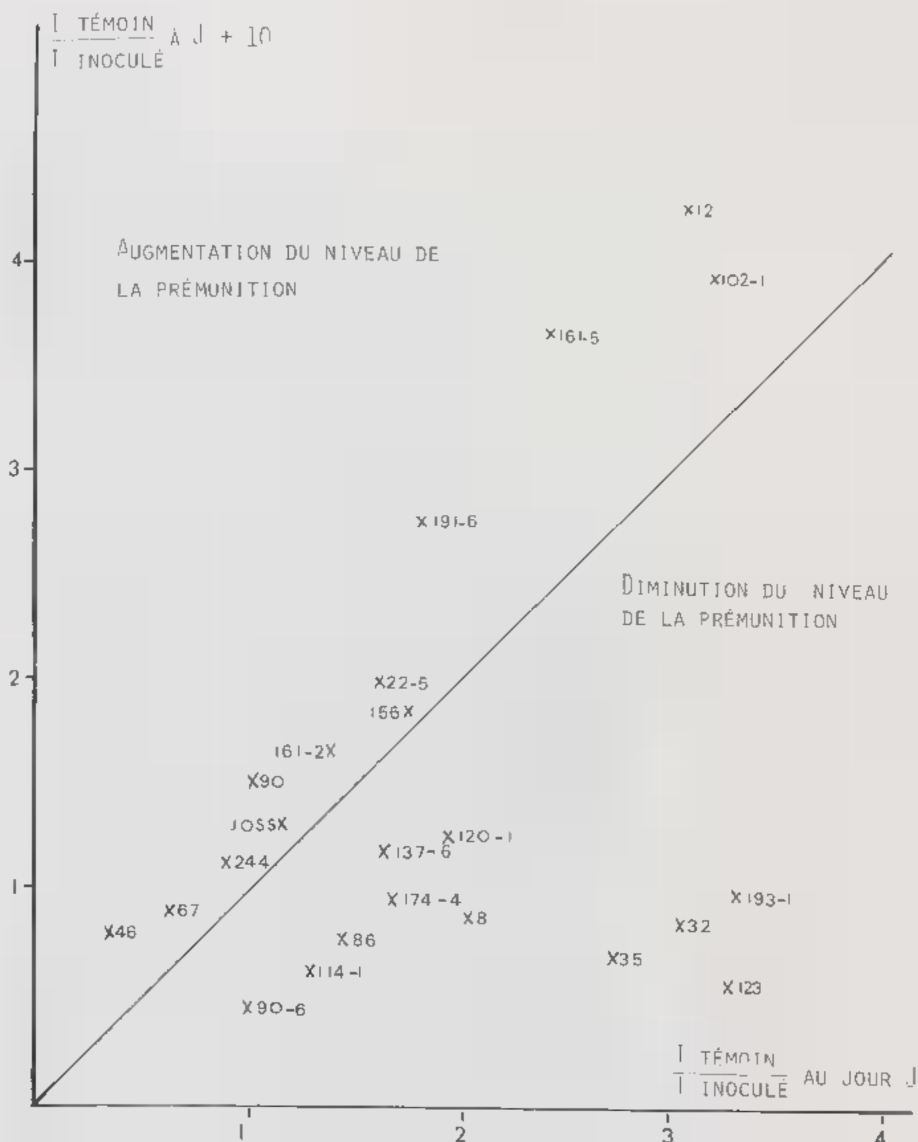


Fig. 5. — Évolution du niveau de la prémunition en dix jours.

La fig. 5 montre l'évolution des nécroses au cours d'une période de 10 jours.

Tous les cultivars qui sont représentés au-dessus de la bissectrice présentent des nécroses qui évoluent moins vite que dans le témoin homologue. Les cultivars 102-1, 12 et 161-5 sont encore parmi les plus intéressants.

Les mesures effectuées en pot portent à la fois sur la vigueur comparée entre les blés enrobés et les blés témoins. Dans le croisement TL 34 x K, les cultivars 55-6, 100-1, 102-1 sont parmi les meilleurs alors que dans un croisement effectué en 1975 entre le V.P.M. M. 9 et trois lignées I ^{3} 87 et I ^{2} 48 et 79 semblent très intéressantes. Par ailleurs, quand les attaques de *G. graminis* sur la tige sont notées, il est possible de trouver des cultivars intéressants comme

Tab. 2. — Influence de l'enrobage des semences avec une souche hypoagressive de *G. graminis* sur les dégâts observés sur la tige de quelques cultivars

Référence	Pourcentage de tiges attaquées	
	Témoin	Inoculé
TL 34 x K . 120	100	8
TL 34 x K . 25	92	29
TL 34 x K . 67	36	0
TL 34 x K . 101	67	43
TL 34 x K . 100	58	[illegible]
TB 38 B x M.V. 2.6.4.4. . . .	54	21

Tab. 3. — Rendement parcellaire en [illegible] des lignées sélectionnées pour leur réponse favorable au traitement biologique en présence d'une attaque naturelle de piétin-échaudage

Lignées	Rendements parcellaires		Blé "inoculé" % par rapport au témoin
	Blé témoin	Blé "inoculé"	
TL 34 x K : 52.6	2 000	2 400	120
TL 34 x K : 102.1	2 100	2 600	124
TL 34 x K : 114.1	2 250	2 600	115
TL 34 x K : 156	1 900	2 450	129
TL 34 x K : 191.6	2 150	2 450	114
TL 34 x K : 120	2 300	2 600	113
Maris huntsman x V.M.4 : 101.1.9	[illegible] 800	2 500	139

Les meilleurs rendements sont ceux de trois cultivars enrobés : 102.1, 114.1 et 120.

dans le croisement TL 34 x K : les numéros 67 et 100 qui sont, dans les conditions de l'expérience, totalement indemnes (Tab. 2).

Les lignées ayant donné en cours de sélection les résultats qualitatifs les plus intéressants sont enfin mises en essais de rendement avec ou sans inoculation des semences (Tab. 3).

DISCUSSION - CONCLUSION

Le schéma de sélection présenté [redacted] été amélioré chaque année. En effet, la sélection pour un caractère qualitatif comme l'aptitude à une résistance induite



Pl. I. — Prémunition en tube perlite. A droite, cultivar A10 qui réagit favorablement (peu de nécroses sur les racines plantules vivantes); à gauche cultivar A9 qui [redacted] réagit pas à la prémunition. — I : Inoculum agressif apporté sous forme de poudre [redacted] couche fine; N : Noircissement des racines, symptôme occasionné par le champignon agressif.

ne peut être définie avec précision qu'après quelques années de sélection quand les critères de choix se précisent. Cependant, les progrès très importants réalisés (Pl. 1 et 2) montrent l'intérêt de telles études. Un cultivar du type 102.1 pourrait devenir une variété cultivée.



Pl. 2. — Prémunition en pot, en terre infestée par une souche agressive de *G. graminis*. *A droite*, les plantes dont les semences ont été enrobées restent saines : aucune attaque au niveau des tiges alors que le témoin à gauche est gravement malade.

Par ailleurs, l'enrobage des semences avec une souche hypoagressive de *G. graminis*, outre l'effet bénéfique dans le domaine de la lutte biologique contre le Piétin-échaudage, a un aspect intéressant sur des modifications physiologiques observées sur certains cultivars (LEMAIRE et al., 1979). La sélection pour ce caractère présente un intérêt évident étant donné qu'il est possible dans certaines situations d'augmenter les rendements d'une variété dans un sol dépourvu de Piétin-échaudage par le seul fait de modifications physiologiques favorables. Le programme actuel de sélection s'oriente maintenant vers ce nouvel aspect.

Enfin, au cours des nombreuses manipulations effectuées sur les cultivars, nous avons pu distinguer ceux qui réagissaient vite (de 2 à 4 jours à 20°C) mais d'une façon peu durable de ceux qui répondaient plus lentement (1 semaine à 20°C) mais d'une façon quasi définitive.

BIBLIOGRAPHIE

DEACON J.W., 1976 — Biological control of take all by *Phialophora radicicola. Eppo Bull.* 6 (4) : 297-308.

DOUSSINAULT G., KOLLER J., TOUVIN H., DOSBA F., 1974 — Utilisation des géniteurs VPM 1 dans l'amélioration sanitaire du Blé tendre. *Ann. Amél. Plantes*, 24 (3) : 215-241.

FERAULT A.C., 1980 — Les particules de type viral associées à *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx et Olivier, quelques aspects de leurs relations avec le champignon. Thèse d'Ingénieur INA, Paris, 82 p.

GARRETT S.D., 1970 — Pathogenic root-infecting fungi, Cambridge University press, 294 p.

LAPIERRE H., LEMAIRE J.M., JOUAN B., MOLIN G., 1970 — Mise en évidence de particules virales associées à une perte de pathogénicité chez le Piétin-échaudage des céréales. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 271 : 1833-1836.

LEMAIRE J.M., CARPENTIER F., DALLE J.F., DOUSSINAULT G., 1979 — Lutte biologique contre le Piétin-échaudage des céréales. Modifications physiologiques chez le blé inoculé par une souche atténuée d'*Ophiobolus graminis*. II. Changement de la teneur en chlorophylle. *Ann. Phytopath.* 11 (2) : 193-197.

LEMAIRE J.M., COPPENET M., 1968 — Influence de la succession céréalière sur les fluctuations du Piétin-échaudage - *Ophiobolus graminis. Ann. Epiphyties* 19 (4) : 584-599.

LEMAIRE J.M., JOUAN B., 1973 — Perspectives de lutte biologique contre les parasites des céréales d'origine tellurique. In : La lutte contre les maladies des céréales, t. 1, C.R. ITCF, 28 fév., p. 65-81.

LEMAIRE J.M., JOUAN B., COPPENET M., PERRATON B., LECORRE L., 1976 — Lutte biologique contre le Piétin-échaudage des céréales par l'utilisation de souches hypoagressives d'*Ophiobolus graminis. Sciences Agronomiques*, Rennes : 63-65.

MESSAGER A., 1980 — Étude de la variabilité génétique pour l'aptitude à la prémunition par les souches hypoagressives de *Gaeumannomyces graminis* (Sacc.) Arx et Olivier chez les triticinées. Mémoire de fin d'études, E.N.S.A. Rennes, 45 p.

NILSSON EHLE, 1908 — Einige ergebnisse von kreuzungen bei hafer and weizen. *Botan. - Notiger, lund*, 6 : 257-294.

TIVOLI B., LEMAIRE J.M., JOUAN B., 1974 — Prémunition du Blé contre *Ophiobolus graminis* Sacc. par des souches peu agressives du même parasite. *Ann. Phytopathol.* 6 (4) : 395-406.

WONG P.T.W., 1975 — Cross protection against the wheat and oat take-all fungi by *Gaeumannomyces graminis* var. *graminis. SoiL Biol. Biochem.*, 7 (3) : 189-194.

RÉSISTANCE DU POMMIER A LA TAVELURE *VENTURIA INAEQUALIS* (CKE.) WINT. : SOURCES DE RÉSISTANCE, COMPORTEMENT DU PARASITE, PROGRAMME DE SÉLECTION

par J.M. OLIVIER* et Y. LESPINASSE**

RÉSUMÉ. — Les principales sources de résistance du pommier à la tavelure appartiennent à deux catégories : résistances à contrôle monogénique et résistances à contrôle polygénique. Deux variétés ont été récemment proposées aux arboriculteurs, «Priam», [redacted] «Quérina» (gène Vf). Les résistances à contrôle polygénique, plus difficiles à sélectionner font l'objet d'études particulières à partir d'anciennes variétés comme «Antonovka», «Rouchetaude».

L'objectif est d'obtenir une résistance durable compte tenu du caractère pérenne du pommier. Actuellement 5 races du parasite sont connues et permettent une approche de la virulence. Les travaux de sélection engagés à partir de la résistance conférée par le gène Vm ont été suspendus après observation en France de la race 5 contournant ce gène. Le couple Vm - race 5 est un des modèles utilisés pour étudier le devenir d'une souche virulente confrontée à la population sauvage; le pathotype se révèle peu compétitif et régresse rapidement dans les conditions de l'étude. Le comportement de cette race 5 permet une discussion de la notion de sélection stabilisatrice.

L'évolution des populations parasitaires confrontées aux différents pathodèmes est suivie grâce à un dispositif particulier de vergers à haute-densité, implantés dans les trois grandes zones de production. On a pu ainsi déceler les races 2 et 5 [redacted] mesurer tant en phase parasitaire qu'en phase saprophytique, les limites des résistances à contrôle polygénique.

Les résultats obtenus autorisent une réflexion sur les différentes stratégies d'emploi des gènes de résistance aux maladies dans le contexte propre à une culture perenne. Ces stratégies, impliquant une utilisation raisonnée des différents moyens de lutte, contribuent à la mise en place d'une protection intégrée en verger.

SUMMARY. — The main sources of apple scab resistance are classified in two types : monogenic and polygenic systems. Two varieties have been recently proposed for plantation by the French growers : «Priam» and «Querina» (Vf). The polygenic systems which are more difficult to use for breeding [redacted] now studied, specially from old varieties as «Antonovka» or «Rouchetaude».

[redacted] Station de Pathologie Végétale et
** Station d'Arboriculture Fruitière, INRA, route de Saint-Clément, Beaucouze , 49000 Angers - France.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)*, TOME 3 (1982).

The objective of the breeding program is to obtain a durable resistance because the perennity of the host. 5 races of the scab fungus have been described till today, which facilitates a genetic study of the virulence. The breeding work using the Vm gene has been delayed after the observation in France of the race 5, overcoming this gene. Vm and race 5 are now used [redacted] a model for studying the behaviour of [redacted] virulent strain in competition with [redacted] wild population. Under greenhouse conditions, the virulent pathotype expresses a low relative fitness. These results permit to discuss VAN DER PLANK's concept of stabilizing selection.

A special design of high density orchards, planted in 3 areas in France, is used to follow the evolution of parasitic populations on the different pathodemes. Races 2 and 5 have been observed after 3 years in such an orchard. The quantitative aspects of polygenic resistances are also studied during both phases of the fungal cycle, parasitic and saprophytic.

From the results, it is possible to discuss the value of different strategies for the use of resistance systems in perennial cultures. These strategies are built up with a view of a true integrated control of diseases and pests in apple orchards.

INTRODUCTION

Le pommier cultivé (*Malus pumila* Mill.) comporte un nombre considérable de variétés, environ 6000. Malgré ce chiffre impressionnant, la majeure partie de la production de pommes ne provient que d'un nombre restreint de variétés, environ une quinzaine. Notre marché se trouve aujourd'hui dans une conjoncture difficile du fait essentiellement de la surproduction de «Golden delicious». Cette situation doit évoluer progressivement grâce à la rénovation variétale de notre verger. C'est dire l'importance des travaux engagés à Angers, mais la création de nouvelles variétés de pommier représente un travail long et coûteux, du fait de la complexité de la plante (espèce hétérozygote à longue période juvénile) et de l'espace nécessaire à son étude. Le délai entre la conception d'un programme d'amélioration et l'obtention de nouvelles variétés est de l'ordre de 15 à 20 ans; cela rend particulièrement important le choix des objectifs de sélection. La priorité retenue est la **résistance aux principaux parasites et arthropodes nuisibles**, essentiellement la résistance à la tavelure, à l'oïdium, au feu bactérien et au puceron cendré (LESPINASSE, MILAIRE et DECOURTYE, 1976). Dans cet article, nous nous limiterons aux travaux engagés pour la résistance à la tavelure.

I. – LE PROGRAMME DE CRÉATION DE NOUVELLES VARIÉTÉS DE POMMIER RÉSISTANTES A LA TAVELURE (*Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.)

a) Sources de résistance

Les pommiers aujourd'hui cultivés sont tous sensibles à la tavelure. Il existe toutefois quelques vieilles variétés, disparues des vergers de production, qui présentent une très faible sensibilité. Ce caractère de faible sensibilité est

dans tous les cas, sous contrôle polygénique et donc difficile d'emploi pour le sélectionneur. C'est la résistance conférée par des espèces sauvages qui a ouvert des perspectives prometteuses pour un programme d'amélioration génétique. HOUGH (1944) met en évidence la résistance de certains semis du clone 821 de *Malus floribunda*. Cette résistance est sous la dépendance d'un gène majeur dominant, Vf. HOUGH et SHAY prospectèrent alors parmi l'ensemble du genre *Malus* pour faire l'inventaire des sources de résistance possibles. En 1947, ils avaient sélectionné au sein d'une collection vingt clones portant une résistance à hérédité simple, dominante. D'autres sources de résistance, à hérédité polygenique, ont été rassemblées. Ainsi, de nombreuses espèces et variétés sont à la disposition du sélectionneur (tableau 1).

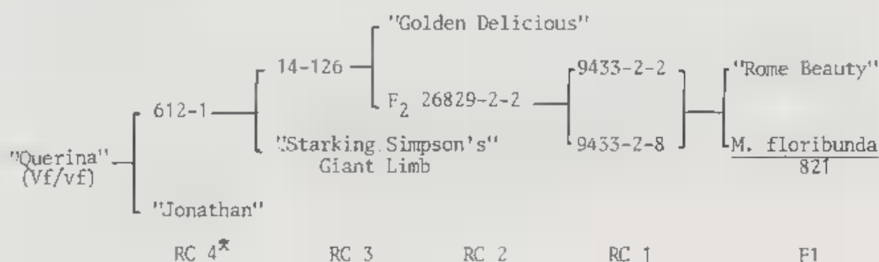
HEREDITE SIMPLE (résistance dominante)		HEREDITE POLYGENIQUE
M. floribunda (821)	gène Vf	M. baccata (certains semis)
M. atrosanguinea (804), type 3		
M. micromalus (245.38), type 3		M. sargenti (843)
M. prunifolia (19 651)		
M. prunifolia microcarpa (782.26)		M. sieboldii (2982.22)
M. prunifolia xanthocarpa (691.25)		
M. species (M.A. 4)		M. toringo (852)
M. species (M.A. 8)		
M. species (M.A. 16)		M. zumi calocarpa
M. species (M.A. 1255)		
Hansen's baccata n°1		Antonovka
Antonovka selection P.I. 172 612	gène Va	Vieilles variétés européennes
Hansen's baccata n°2	gène Vb	
M. baccata jackii	gène Vbj	
M. pumila R 127 40.7 A	gène Vr	

Tab. 1. – Espèces et variétés de pommier utilisées comme géniteurs de résistance.

Pour les espèces dont la résistance est à hérédité simple, des tests d'allélisme ont permis d'identifier 5 gènes indépendants, Va, Vb, Vbj, Vf et Vr. Un sixième gène Vm issu de *Malus micromalus*, non répertorié dans le tableau 1, a été contourné par la race 5. Ce sont les gènes Vf et Vr qui sont les plus utilisés dans les programmes d'hybridation.

Le schéma commun des hybridations consiste en une succession de croisements en retour entre le géniteur de résistance qui apporte un fruit petit et de

mauvaise qualité et des variétés commerciales utilisées comme parents récurrents. Généralement, on change de variété récurrente pour des raisons de vigueur ou de compatibilité de fécondation (voir tableau 2).



* RC y = y est le nombre de rétro-croisements (RC) effectués après la F1.

Tab. 2. — Généalogie de la variété «Querina» (R) (Florina).

Les pépins hybrides obtenus sont semés en serre; la résistance est évaluée en contaminant les très jeunes feuilles des plants issus de semis. La contamination est effectuée par la pulvérisation d'une suspension de conidies suivie d'une incubation en milieu très humide à une température voisine de 18°C. Une échelle de notation a été définie en fonction des différents symptômes foliaires consécutifs à l'infection (LESPINASSE et OLIVIER, 1981). Les semis ainsi sélectionnés et porteurs d'une résistance à hérédité simple Vf conservent leur résistance en verger : il existe une très bonne corrélation entre le stade plantule et le stade adulte.

A la station INRA d'Angers, nous utilisons principalement dans nos programmes de sélection le gène Vf, et dans une moindre mesure, les gènes Vr et Va. En outre, nous nous intéressons particulièrement aux résistances à contrôle polygénique. Ces résistances se rencontrent chez des variétés de l'espèce cultivée; elles présentent donc des fruits d'un calibre commercial et d'une qualité convenables. C'est donc un avantage considérable par rapport aux espèces sauvages ci-dessus mentionnées. D'autre part ces résistances, théoriquement non spécifiques, devraient être une meilleure garantie vis-à-vis de l'apparition de virulence chez le champignon parasite. Enfin, nous voulons associer dans un même génotype résistance à contrôle polygénique et résistance à contrôle monogénique. Plusieurs variétés reconnues peu sensibles en collection ont fait l'objet d'études et de tests de descendances. Deux d'entre elles ont été retenues : «Antonovka» et «Rouchetaude» ainsi que certains de leurs descendants. Avant d'associer dans un même génotype ces deux types de résistance, il est très important de bien connaître le comportement de chacune et de comparer leur intérêt.

b) Résultats

Une première série de croisements effectués au début des années 60 a conduit à la sélection de la variété «Quérina» (tableau 2).

Sous nos conditions pédo-climatiques, «Quérina» est la meilleure variété résistante à la tavelure de toutes celles aujourd'hui connues (voir tableau 3). De maturité tardive, de bonne qualité gustative, et d'assez bonne conservation, «Quérina» correspond à l'une des demandes de la profession : une variété de maturité après «Golden delicious» et s'en différenciant nettement (coloration rouge de l'épiderme). «Priam» est une autre variété résistante à la tavelure, co-obtention franco-américaine; de maturité avant «Golden delicious» et de conservation moyenne, «Priam» ne peut prétendre à une culture à grande échelle mais donne satisfaction au nord de la Loire et dans certaines conditions où la coloration est maximum (le Limousin par exemple).

U.S.A.	CANADA	FRANCE	ANGLETERRE
Prima Vf - 1970	Mac Free Vf - 1974	Priam Vf - 1974	Gavin Vf - 1977
Priscilla Vf - 1972	Nova Easygro Vr - 1975	Querina Vf - 1977	
Sir Prize Vf - 1975	Nova mac Vf - 1978		
Liberty Vf - 1978			
Jonafree Vf - 1979			
Redfree Vf - 1981			

Tab. 3. — Douze variétés résistantes à la t avelure (contrôle monogénique).

Il est remarquable de souligner que onze des douze variétés nommées (tab. 3) sont résistantes par le même mécanisme génétique (gène Vf). Seule la variété «Nova Easygro» est résistante par un gène indépendant, le gène Vr. La multiplication d'un ensemble de variétés portant la même résistance (pathodème Vf) est une situation préoccupante et justifie la diversification des sources de résistance.

c) Les races du champignon parasite (*Venturia inaequalis*)

Lors des premiers travaux réalisés par les pathologistes américains, aucune différence de pouvoir pathogène n'était considérée au sein de la population de tavelure. Lorsque quelques années plus tard, certains des 20 clones préalablement reconnus résistants se sont avérés sensibles, les souches virulentes ont été isolées et étudiées. Quatre races ont été ainsi définies par leur virulence spécifique (tableau 4). La race 1 appelée aussi la race commune représente un ensemble hétérogène de souches défini dans ce tableau par l'incapacité à attaquer les hôtes différentiels des autres races. La race 5 est apparue simultanément à Angers et à l'institut John Innes en Angleterre en 1968. Elle fait aujourd'hui

l'objet d'une étude particulière pour apprécier l'importance d'une virulence nouvelle.

Pathodèmes / Pathotypes	DOLGO (M. baccata)	GENEVA (M.p.nied-zwetz.)	R 12 740-7A (M. pumila) S_i	R 12 740-7A (M. pumila) S'_i	M. micro-malus (pit type) Vm	M. atrosan-guinea 804 (pit type) Vm
1	R	R	R	R	R	R
2	S	S^*	S	R	R	R
3	R	S	R	R	R	R
4	R	R	R	S	R	R
5	R	R	R	R	S	S

S_i : certaines plantes issues de semis de R 127 40-7A;

S'_i : autres semis de ce même clone.

S^* : la sensibilité ne s'observe que si on replace les arbres en atmosphère humide pendant 24 heures après 14 jours d'incubation.

Tab. 4. – Relations pathodèmes-pathotypes.

II. – RECHERCHES SUR LA STABILITÉ ET L'EXPRESSION DES RÉSISTANCES A CONTROLE MONO ET POLYGÉNIQUES

a) Principe des parcelles d'étude

L'exemple de la race 5 montre la nécessité d'une anticipation sur les contournements des gènes de résistance. Il est important de savoir s'il s'agit d'une éventualité fréquente, donnant naissance à des souches plus ou moins compétitives. Pour réaliser cette anticipation sans recours à la mutagenèse, trois conditions peuvent être posées en préambule :

- **une densité élevée d'hôtes différentiels** représentant une pression de sélection plus forte que l'arbre isolé dans une parcelle d'étude de descendance;
- **une pression du parasite importante** ou au moins régulière, ce qui implique le recours à des dispositifs comme la haute densité d'arbres sensibles, la brumisation, une taille laissant une végétation dense ...

- **une diversité dans les populations du parasite** nécessitant une implantation dans différentes zones où sévit la maladie.

Dans notre programme, nous avons conçu des unités dites «vergers-pièges», plantations à haute densité (blocs de 16 arbres en double rang, chaque bloc comportant un hybride défini par son système génétique de résistance = pathodème). Les blocs sont séparés par des rangs de «Golden delicious», sensibles à la maladie et non traités (OLIVIER et LESPINASSE, 1981).

De telles unités sont implantées dans les 3 grandes zones de production de pommes : **Val de Loire** (INRA Angers), **Vallée du Rhône** (INRA Gotheron), **Vallée de la Garonne** (INRA Toulenne). Trois sous-unités constituent le verger piège d'Angers, l'une d'entre elles étant dotée d'un système de brumisation permettant de tempérer l'action néfaste des périodes sèches. A côté d'hybrides résistants (mécanismes mono ou polygéniques), les hôtes différentiels des races définies par WILLIAMS et al. (1969) (et dans le tableau 4) sont implantés dans ces parcelles.

Les objectifs poursuivis sont les suivants :

- Vérifier la stabilité des résistances à contrôle monogénique actuellement employées dans les programmes de création de variétés.
- Explorer l'hétérogénéité des populations parasitaires dans les 3 régions d'implantation.
- Mettre en évidence d'éventuelles races non détectées en France.
- Comparer la phénologie des différents hybrides dans des conditions pathologiques identiques.
- Mesurer l'expression de la maladie dans le cas de systèmes de résistance partielle (polygénique).
- Observer d'éventuelles modifications de l'incidence d'autres parasites en absence de traitements anti-tavelure.

Les résultats actuellement disponibles ont été collectés dans les parcelles les plus âgées (Angers) qui ont connu en 1981, une situation épidémique particulièrement grave avec multiplication continue du parasite de mars à novembre (au 25 septembre, 100 % de feuilles et 75 % de fruits malades sur «Golden delicious»). Ces résultats sont les suivants :

- **Absence de tout contournement sur les hybrides portant Vf.**
- Manifestation de la race 5 (cf. ci-dessous) et de la race 2 (nouvelle en France).
- Mesures des différences phénologiques et pathologiques entre hybrides à résistance polygénique (cf. ci-dessous).

Compte-tenu des niveaux épidémiques enregistrés en 1981, on constate que la structure du verger-piège assure plus une régularité de la pression parasitaire qu'un véritable «forçage» du champignon. Les conditions sont donc intermédiaires entre celles, très sévères, des tests en serre et celles trop hétérogènes des vergers de type commercial.

b) Le contournement du gène Vm

Le développement d'une race virulente, capable de contourner le mécanisme de résistance porté par un hybride, est une éventualité qui se concrétise parfois (MESSIAEN, 1981). Dans le cas du pommier, le gène Vm a été contourné en France, dès 1968, au cours du programme de sélection réalisé par DECOURTYE. Une telle situation réduit pratiquement à zéro les efforts du sélectionneur; ceci peut se produire particulièrement en fin de programme ou après la diffusion commerciale des variétés, c'est-à-dire lorsque des **superficies moyennes ou importantes** se trouvent plantées avec le pathodème censé résister à la maladie. Il est donc important de comprendre les mécanismes conduisant à un tel phénomène et, si possible, de prévoir le comportement des souches dotées de la virulence «nouvelle». Sur ce point le concept de «**sélection stabilisatrice**» émis par VAN DER PLANK (1968) constitue un guide pour de nombreuses recherches.

Dans le cas du couple pommier-tavelure, la simulation de compétitions entre souches (ou entre populations) est possible sur jeunes plantes issues de semis. Il s'agit de suivre l'évolution quantitative et qualitative d'un mélange d'isolats au cours de générations conidiennes successives. Cette approche a été largement développée dans la thèse de MARTIN (1982). Nous ne rapportons ici que des observations différentes, relatives à la race 5. La figure 1 concrétise la disparition de deux isolats de race 5, l'un d'origine ancienne (1969) conservé au laboratoire (5_1), l'autre isolé récemment aux U.S.A. (5_2). Les confrontations avec une

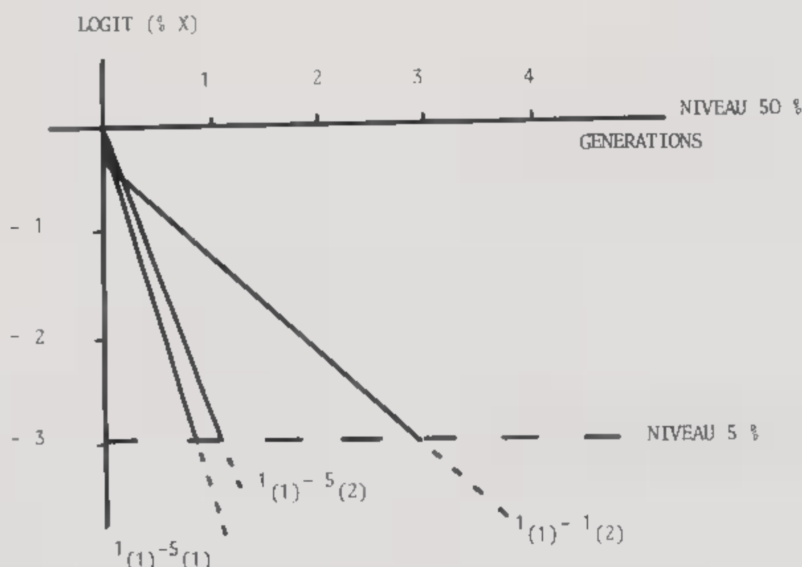


Fig. 1. — Disparition de la race $5_{(x)}$ dans un mélange race 1 + race 5 au cours de générations conidiennes successives (mélange initial : 50 % race 1, 50 % race 5).
2 souches race 1 : $1_{(1)}$ et $1_{(2)}$; 2 souches race 5 : $5_{(1)}$ et $5_{(2)}$.

souche de la race 1, marquée par une résistance au bénomyl, conduisent à une **régression rapide de l'effectif de la race 5**; en une génération, la race 5 ne représente plus que 5 % du mélange (initialement 50 %). Au cours des 6 générations suivantes, on observe cependant **la persistance d'un faible effectif de race 5** (< 1 %).

Une telle régression va tout à fait dans le sens d'une sélection stabilisatrice associée à un gène «fort» au sens de VAN DER PLANK puisque le fait de contourner une résistance s'accompagne d'une faible aptitude à la compétition. Des observations en vergers peuvent appuyer cette présomption; en 1981, à partir d'une seule tache de tavelure sur l'hôte Vm, la dissémination a été très faible malgré des conditions climatiques très favorables (quelques 30 taches en 5 mois dans un volume de 70 cm de rayon autour de la tache initiale, sans passage sur les arbres voisins ayant le même génotype).

Il faut cependant discuter ces points à partir des observations suivantes : la race 5 est apparue en France en 1968. Après 2 ou 3 ans, les hôtes susceptibles de l'héberger ont été arrachés. Or 12 ans après, à l'occasion d'une épidémie de forte intensité, la race 5 se manifeste à nouveau sur des hôtes différentiels plantés depuis 3 ans.

La première hypothèse d'un tel maintien serait que la virulence «race 5» est une variation relativement fréquente dans la population du parasite. La seconde serait que la race 5 bien que peu compétitive peut se maintenir au sein de la population du parasite même en absence de l'hôte différentiel (voir faibles % après plusieurs générations de compétitions en serre).

Ces réflexions mettent en cause la valeur pratique de la sélection stabilisatrice dans le cas de la race 5. De plus, il faut considérer le passage obligatoire (en France) de la tavelure par une phase sexuée hivernale. Si des colonies de la race 5 peuvent se maintenir et se croiser avec des souches complémentaires de la race 1, on peut s'attendre à observer en un seul hiver une population de souches «race 5» issues de ces croisements et possédant des compétitivités variables.

Il existera alors au moins quelques descendants (race 5) plus compétitifs que le parent (race 5), ceci grâce à l'hérédité conférée par l'autre parent (race 1). La faible aptitude à la dissémination observée avec la race 5 contrebalance quelque peu ces réflexions pessimistes puisqu'elle limite la probabilité de rencontre d'une telle virulence avec un thalle complémentaire de la race 1. Cette observation plaide plutôt en faveur de la 1ère hypothèse développée ci-dessus.

Pour juger de la valeur pratique de la sélection stabilisatrice, il ne faut donc pas considérer les seules qualités des souches mais aussi les conditions de l'épidémie.

Le seul recours à la sélection naturelle pour limiter le développement d'une nouvelle virulence ne semble pas sans risque; par contre, les caractéristiques peu «dynamiques» des souches race 5 actuellement étudiées laissent prévoir quelques succès pour une stratégie intégrée permettant quelques applications fongicides en cas de périodes trop favorables à la maladie.

c) Étude des systèmes polygéniques de résistance à la tavelure

Plusieurs hybrides portant une résistance à contrôle polygénique ont manifesté des symptômes de maladie dans les conditions sévères de 1981. D'autres sont restés indemnes dans la même situation. Les tableaux 5 à 10 donnent quelques exemples numériques issus des observations sur les hôtes suivants :

- «Golden delicious», référence sensible
- X 3082 = «Richared delicious» x «Reinette de Landsberg»
- $P_{20}R_1$.57 O *Malus hupehensis* x «Jonathan» (4x)
- TNA 48-9 = «Rouchetaude» x «Melrose»
- $P_7R_4A_4$ = Fécondation libre de Z 185 («Golden delicious» x «Antonovka» 34-16).

Sur ces différents hôtes, on note les éléments suivants :

– **Des différences de phénologie (tab. 5)** :

Deux types principaux de comportement sont observés :

+ sans croissance estivale (Golden, P_{20} $R_1$57)

+ avec croissance estivale (3082, $P_7R_4A_4$, TNA 48-9), impliquant la production de jeunes feuilles pendant plus de 6 mois.

	Juin	Août	Δ
Golden delicious	15,3	15,9* (17,9)	+ 0,6
X 3082	20,8	30,3	+ 9,5
P_7 R_4 A_4	19,4	29,8	+10,4
P_{20} R_1 57	17,4	20,4	+ 3,0
TNA_{48-9}	20,6	30,4	+ 9,8

* Chute d'été

Tab. 5. – Étude phénologique des hybrides. Nombre de feuilles par pousse en juin et août.

– **Des différences de sensibilité à la tavelure**

+ **Selon la saison** (tab. 6) le classement des hybrides établi fin juin est modifié en fin d'été. L'hybride $P_{20}R_1$ 57 est relativement plus attaqué à cette période.

Pathodèmes	% Feuilles tavelées		
	Juin	Août	Δ
Golden delicious	37,5	83,0	+ 45,5
X 3082	13,9	20,8	+ 6,9
P_7 R_4 A_4	4,1	7,4	+ 3,3
P_{20} R_1 57	2,3	27,9	+ 25,6
TNA_{48-9}	0	0	

Tab. 6. – Sensibilité des hybrides à la maladie. Pourcentage de feuilles malades.

+ **Selon le site d'attaque** (tab. 7), 3 hybrides $P_7R_4A_4$, $P_{20}R_1$ 57 et TNA 48-9 ne sont pas attaqués au printemps à **la face inférieure des feuilles**. En été TNA 48-9 reste totalement indemne; la majorité des lésions estivales sur $P_{20}R_1$57 sont localisées sur la face supérieure. Par contre, on note sur $P_7R_4A_4$ un accroissement sensible du nombre de taches sur la face inférieure entre juin et août.

Pathodèmes	Lésions/feuille (total)		Lésions/Feuille tavelée		Localisation des lésions [redacted] face inférieure	
	Juin	Août	Juin	Août	Juin	Août
Golden delicious	2,70	12,1	7,3	14,6	40,6	84,1
X 3082	0,43	0,57	3,1	2,7	47,7	72,1
P_7 R_4 A_4	0,05	0,17	1,25	1,6	0	22,8
P_{20} R_1 57	0,02	0,92	[redacted]	3,3	[redacted]	6,4
TNA_{48-9}	0	0	0	[redacted]	0	0

Tab. 7. — Nombre de lésions par feuille malade et localisation de ces lésions (% lésions sur la face inférieure des feuilles).

– **Peu de différences dans les surfaces des lésions** (tab. 8)

Si on calcule la moyenne sur toutes les lésions, les écarts sont faibles. En fait une telle moyenne ne reflète pas des différences de nature qualitative comme la tendance à une nécrose rapide sur $P_7R_4A_4$ et $P_{20}R_1$57.

Pathodèmes	Surface des lésions(cm^2)		Spores/cm^2 lésions	
	Juin	Aout	Juin	Aout
Golden delicious	0,446	0,107	$6,9.10^4$	$11,0.10^4$
X 30 82	0,341	0,111	$3,6.10^4$	$5,8.10^4$
P_7 R_4 A_4	0,125	0,069*	$3,7.10^4$	$2,8.10^4$
P_{20} R_1 57	0,150	0,049	$8,5.10^4$	$5,7.10^4$
TNA_{48-9}	[redacted]	0	0	0

* lésions jeunes, nécrotiques, pas [redacted] peu sporulantes.

Tab. 8. — Surface des lésions et sporulation [redacted] différents hybrides.

— **Peu de différences dans le nombre de spores/cm²** (tab. 9)

La mesure du nombre de spores portées par une lésion à une date donnée est délicate à interpréter. Les nombreuses périodes favorables à la contamination font qu'on s'adresse à une «population» de taches d'âge très variable.

Il n'en demeure pas moins vrai que les différences entre hybrides sont faibles, comparées à celles enregistrées avec le nombre de lésions.

Pathodèmes	Indice de sporulation (Nb de spores/10 pousses)	
	Juin	Août
Golden delicious	$1,3.10^6$	$> 2,3.10^6$
X 30 82	$8 \ .10^4$	10^5
P_7 R_4 A_4	$2 \ .10^{[illegible]}$	$6 \ .10^3$
P_{20} R_1 57	$1,5.10^3$	$5 \ .10^4$
TNA_{48-9}	0	0

Tab. 9. — Indice de sporulation (nombre de conidies pour 10 rameaux).

Parmi les paramètres mesurés, certains révèlent donc la présence ou l'absence de différences entre les hybrides étudiés. Pour synthétiser ces données, on utilise un indice de sporulation qui représente le pouvoir infectieux des lésions portées par chaque hybride. (Calcul du nombre moyen de spores portées par 10 pousses à bois réparties sur 10 arbres, tab. 9). La comparaison avec «Golden delicious» est faussée en août par une chute importante de feuilles (indice corrigé selon les données de juin, $> 5.10^7$). On note une grande hétérogénéité des indices selon les hybrides; nul pour TNA 48-9, il évolue peu en été pour $P_7R_4A_4$ et X 3082 alors qu'il s'accroît fortement pour $P_{20}R_1$57.

Enfin le nombre d'ascospores produites après l'hiver (en mars 1982) dans les feuilles de chaque hybride (tab. 10) montre que **la capacité de transmission de la maladie d'une année sur l'autre est pratiquement nulle pour plusieurs hybrides bien qu'ils aient portés des lésions en cours de végétation.**

Pathodèmes	Nb d'ascospores libérés/cm^2* (mars 1982)
Golden delicious	2100
X 3082	200
$P_7R_4A_4$	0
$P_{20}R_1$57	$\simeq 1$
TNA 48-9	0
QUERINA	0
PRIMA	0

* mesuré à partir d'une surface foliaire de 100 cm^2.

Tab. 10. — Mesure du nombre d'ascospores libérées par les feuilles malades des différents hybrides. (après un hiver passé en conditions naturelles)

En somme, cette étude des hybrides à résistance polygénique réalisée dans

le verger «piège» dans des conditions d'épidémie sévère met en évidence des différences de comportement vis-à-vis de la maladie. On note qu'à l'exception de X 3082, les hybrides ont été peu ou pas attaqués et n'ont pratiquement pas transmis d'inoculum viable pour l'année suivante. Il sera intéressant de comparer ces données avec les éléments enregistrés en 1982, année au contraire peu favorable à la tavelure de printemps. Le verger «piège» est donc un outil intéressant pour l'étude quantitative des hybrides à résistance partielle. Différentes variantes à partir du schéma de base sont conçus pour d'autres types d'expérience; relation entre dissémination de la maladie et mélange d'hybrides, mise en œuvre concrète de stratégies raisonnées pour l'emploi des hybrides.

III. – LES STRATÉGIES

L'utilisation des variétés résistantes à une maladie est limitée, chez le pommier, par quelques paramètres liés :

- aux conditions d'une culture pérenne; investissement initial lourd tant pour la recherche que la production commerciale, inertie au changement ...
- aux problèmes épidémiques, pérennité des pressions de sélection, architecture des arbres, grande étendue des vergers pour un nombre faible de variétés, concentration géographique ...

Il est donc nécessaire, par des stratégies judicieuses, d'éviter ou au moins de limiter l'érosion des résistances introduites dans une variété commercialisable après un travail long et difficile.

Dans le cas du pommier, la situation la plus «simple» est celle de Vf; un gène (supposé fort puisque non contourné depuis plus de 30 ans) est présent dans une variété de bonne qualité agronomique. De même on peut concevoir qu'un hybride à résistance polygénique totale, comme TNA 48-9, puisse être diffusé, dans la mesure où ses qualités gustatives et agronomiques le permettraient. Dans ces deux exemples on utilise donc un seul système de résistance plus ou moins vulnérable.

Pour accroître la «durabilité» au champ de la résistance, en particulier pour celle à effet partiel ou celle conférée par des gènes moins forts que Vf, différents moyens sont étudiés sur la base d'une double sécurité.

La première voie consiste à associer **plusieurs mécanismes de résistance à la maladie [redacted] sein d'une même variété.** LESPINASSE et al. (1979) proposent une approche originale associant au gène Vf une résistance à contrôle polygénique.

Une seconde voie tente de conserver à l'hybride commercialisé une certaine plus value, malgré un éventuel contournement d'une résistance à un parasite : l'application actuelle de ce principe réside dans l'association de **plusieurs résistances à différents ennemis du pommier**. L'hybride $P_{20}R_{1}$57 porte une triple résistance tavelure-oïdium-puceron cendré. Une double résistance tavelure-feu

bactérien est également en cours d'étude.

Enfin la recherche d'une plus grande sécurité amène à concevoir des stratégies associant à la résistance génétique d'autres moyens de réduire la pression parasitaire, par exemple : techniques culturales et traitements chimiques (OLIVIER et MARTIN, 1982). Cette voie de travail se place dans la conception générale de la lutte intégrée, à laquelle l'apport d'hybrides non ou peu traités contre un ou plusieurs ennemis principaux constitue une contribution importante. Actuellement, plusieurs solutions sont expérimentées :

- sur une variété portant un système unique de résistance (ex. : Vf), on cherche à bloquer le parasite au niveau du passage obligé représenté par la phase hivernale (apport spécifique d'un agent chimique en automne, si nécessaire).

- sur une variété présentant une résistance partielle, on peut réduire l'incidence de la tavelure si le climat de l'année est trop favorable à la maladie; des applications limitées de fongicides sont alors utilisées judicieusement grâce à des indicateurs de risque (OLIVIER et al., 1982).

Enfin, avec ce dernier type de variété, on peut valoriser la très faible sensibilité à la maladie en privilégiant leur plantation dans des zones climatiques connues pour être défavorables à la tavelure.

Différentes voies existent donc pour développer l'emploi des variétés de pommier résistantes à la tavelure, tout en préservant un niveau minimum de sécurité exigé par l'arboriculteur avant d'investir pour 20 ou 30 ans dans une nouvelle plantation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HOUGH L.F., 1944 — A survey of scab resistance of the foliage on seedlings in selected apple progenies. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 44 : 260-272.

LESPINASSE Y., MILAIRE H.G. & DECOURTYE L., 1976 — L'amélioration du pommier pour la résistance aux champignons parasites et aux arthropodes nuisibles. *B.T.I.* 306 : 17-34.

LESPINASSE Y. & OLIVIER J.M., 1981 — Évolution des recherches sur la résistance du pommier à la tavelure. I. Sources de résistance et programme d'amélioration génétique. *C. R. 1er Colloq. Rech. Fruit. INRA Bordeaux* : 135-144.

MARTIN D., 1982 — Contribution à l'étude du pouvoir pathogène et de la résistance au bénomyl de *Venturia inaequalis* (Cke) Wint. Compétition entre biotypes et hérédité des caractères. Thèse Doc. 3ème cycle Phytopathol. Univ. Paris Sud Orsay, 115 p.

MESSIAEN C.M., 1981 — Les variétés résistantes; méthodes de lutte contre les maladies et ennemis des plantes. INRA ed. Paris, 374 p.

OLIVIER J.M. & LESPINASSE Y., 1981 — Évolution des recherches sur la résistance du pommier à la tavelure. II. Étude du parasite et stratégies de lutte. *C. R. 1er Colloq. Rech. Fruit. INRA Bordeaux* : 145-156.

OLIVIER J.M. & MARTIN D., 1982 — Les tavelures des arbres fruitiers : problèmes posés par l'utilisation des fongicides et des variétés résistantes, *in* Maladies des plantes, Acta Paris : 350-353.

OLIVIER J.M., LAMBERT C. & LEFEUVRE M., 1982 — Application du thermohumectographe Kit INRA : étude des risques de tavelure du pommier à l'échelle du Maine-et-Loire. *C. R. Symp. Intern: O.E.P.P.-O.M.M. Genève 1982* (sous presse).

VAN DER PLANK J.E., 1968 — Disease resistance in plants. Acad. Press, New York, 206 p.

WILLIAMS E.B. & KUC J., 1969 — Resistance in *Malus* to *Venturia inaequalis*. *Ann. Rev. Phytopathol.* 7 : 223-246.

AMÉLIORATION DE LA RÉSISTANCE AUX VIRUS CHEZ LA POMME DE TERRE

par P. PERENNEC*

RÉSUMÉ. — La production de plants sains dans les zones favorables demeure aujourd'hui la seule méthode efficace pour lutter contre les maladies à virus de la Pomme de terre et limiter leur extension. L'amélioration de la résistance variétale peut permettre de réduire les fortes contraintes matérielles d'une telle production.

Il existe chez la Pomme de terre cultivée et les nombreuses espèces tubérifères qui lui sont apparentées trois formes de résistance aux viroses : l'hypersensibilité, la résistance extrême et la résistance à l'infection.

La résistance extrême [redacted] distingue de l'hypersensibilité par une absence de réaction tissulaire visible à la suite d'une inoculation virale par voie mécanique, ou par greffage et une moindre spécificité à l'égard des pathotypes. La résistance à l'infection exprime le degré de réceptivité d'une variété à une contamination virale. Elle se traduit si on cultive des variétés dans un milieu où les contaminations sont importantes, par un pourcentage plus ou moins élevé de plantes virosées dans les descendances clonales successives de chacune des variétés à l'étude : quelques unités pour cent pour les plus résistantes à 100 % pour les très sensibles.

Ces formes de résistance ont été utilisées dans l'amélioration de la Pomme de terre avec plus ou moins de succès, selon les virus et les sources de résistance disponibles. Des résistances extrêmes [redacted] virus X à partir de *S. acaule* et *S. andigenum* et aux virus Y et A à partir de *S. stoloniferum* ont été introduites dans des variétés cultivées. Malgré certaines difficultés de sélection, des progrès notables ont été obtenus dans l'amélioration de la résistance à l'infection aux virus Y et de l'enroulement.

SUMMARY. — Healthy seed tuber production in areas with favourable climatic conditions is, today, the best method to control and prevent the spreading of potato virus diseases. Breeding varieties with an improved resistance to viruses would make easier the seed production scheme.

Three types of resistance can be distinguished in the potato and its numerous related tuber bearing species *Solanum* : hypersensitivity, extreme resistance or immunity and infection resistance.

---

* INRA - Station d'Amélioration de la Pomme de terre et des Plantes à bulbes, B.P. 5, 29207 Landerneau.

Extreme resistance differs from hypersensitivity by the absence of necrotic tissue reaction after grafting or mechanical transmission of the virus and by a less specificity to the pathotyps.

Infection resistance expresses the degree of receptivity of a variety against infection in the field. When healthy tubers of different varieties are planted in areas with a high level of contamination, the proportion of infected hills in the tuber progeny is more or less important : a small percentage for the most resistant to 100 % for the most susceptible ones.

These three types of resistance have already been used in breeding, with more or less success, depending upon the virus and the available sources of resistance. Extreme resistance to potato virus X from *S. acaule* and *S. andigenum*, as well as to potato viruses Y and A from *S. stoloniferum* has been introduced in new commercial varieties.

Breeding for infection resistance to potato viruses Y and leafroll has brought noteworthy improvement, in spite of difficulties in testing this character.

INTRODUCTION

Les maladies à virus sont extrêmement dommageables aux cultures de pommes de terre. Selon REESTMAN (1970), les symptômes graves provoqués par les virus Y, A et de l'enroulement, entraînent en moyenne une réduction de rendement de l'ordre de 50 %. Celle-ci peut d'ailleurs être notablement plus forte chez les variétés sensibles.

Il n'existe pas de méthodes de lutte directe, préventives ou curatives, contre les viroses qui soient applicables dans la pratique courante. Le seul moyen de les combattre et de limiter leur extension, est de produire un matériel sain et de le multiplier pendant cinq à dix années dans des régions dites favorables (c'est-à-dire défavorables à la pullulation des pucerons agents vecteurs des principaux virus de la pomme de terre) pour obtenir des plants qui seront utilisés pour l'emblavement des cultures de pommes de terre.

Cette production de plants, qui fait appel à des techniques de laboratoire assez élaborées pour la détection des viroses, est très exigeante en main d'œuvre et en personnel de surveillance. Elle est donc coûteuse et souvent aléatoire, car des accidents sanitaires sont toujours à craindre en particulier à la suite de conditions climatiques exceptionnelles. Les accidents sont d'autant plus fréquents que la région de production a une situation plus continentale, mais ils peuvent aussi se manifester dans les zones maritimes au climat plus favorable. Ainsi en France, en 1970 et surtout en 1976, la propagation des viroses a été assez importante pour compromettre pendant plusieurs années la production de plants de qualité de certaines de nos meilleures variétés de pommes de terre.

L'amélioration de la résistance aux virus de nos variétés cultivées doit permettre de réduire les fortes contraintes et le coût d'une telle production en ouvrant la possibilité d'obtenir des plants de bonne valeur sanitaire dans des zones considérées aujourd'hui comme peu favorables, en allégeant les travaux d'épuration et d'inspection dans les cultures de plants, en limitant les risques

d'accidents sanitaires et en diminuant les besoins annuels en plants par un renouvellement moins fréquent de ceux-ci en culture. Ceci explique l'importance des travaux réalisés dans les stations de sélection pour atteindre cet objectif, en particulier dans les pays européens les plus continentaux, comme par exemple l'Allemagne et la Pologne où les possibilités d'une bonne sélection sanitaire sont limitées.

I. — LES FORMES DE RÉSISTANCE

Il existe chez la pomme de terre cultivée et chez les nombreuses espèces tubérifères qui lui sont apparentées, plusieurs formes de résistance aux différents virus susceptibles de la contaminer.

Dans l'hypersensibilité, le virus peut pénétrer dans la plante et se multiplier pendant un certain temps, mais très tôt les cellules-hôtes se nécrosent et la multiplication du virus s'arrête. Sur les feuilles contaminées mécaniquement par frottement, il se forme des taches nécrotiques autour desquelles le virus reste localisé pendant un certain temps. Le greffage d'une plante sensible porteuse du virus sur une plante hypersensible entraîne chez cette dernière la nécrose du sommet végétatif, et dans certains cas une nécrose généralisée suivie de la mort prématurée de la plante. Sous les conditions naturelles de contamination, les variétés hypersensibles ne sont jamais contaminées par le virus, l'hypersensibilité leur conférant ainsi une «immunité pratique» au champ. Ce caractère est sous le contrôle d'un petit nombre de gènes dominants, chaque gène étant efficace contre seulement certains pathotypes du virus.

La «résistance extrême» désignée parfois par «immunité» se distingue de l'hypersensibilité par l'absence de toute réaction tissulaire quand le virus est inoculé aux plantes par voie mécanique ou par greffage et dans ces conditions il est rarement possible, du moins avec les méthodes habituelles de détection, de mettre en évidence la présence du virus dans les divers organes de la plante (feuillage, tubercules, racines). Cependant, le virus peut pénétrer dans la plante et y circuler. Ainsi si on greffe sur une plante porteuse du virus X, une plante à résistance extrême et sur cette dernière une plante sensible, le greffon terminal manifeste au bout de quelque temps des symptômes de virose (WETTER, 1961). Il semble aussi, du moins si on se réfère aux expériences de DELHEY (1974, 1975), qu'il puisse aussi se multiplier. Cet auteur a en effet montré que chez des plantes extrêmement résistantes au virus X, à qui le virus est inoculé par greffage, une petite multiplication virale peur intervenir dans certains organes de la plante et sous certaines conditions de température. En particulier, si les plantes sont cultivées à des températures basses inférieures à 20°, le virus peut être décelé dans les feuilles. Dans les tubercules, le virus n'est pas décelable à la récolte, mais il le devient après une conservation de plusieurs mois à 5° et peut même migrer dans les germes. Cette multiplication virale s'accompagne toujours, comme dans le cas de l'hypersensibilité, de la formation de taches nécrotiques localisées.

Le fait que l'expression de la résistance extrême, tout comme l'hypersensibilité, peut être modifiée par la température, laisse supposer que nous ne sommes pas en présence d'une véritable immunité, mais d'une forme d'hypersensibilité où la répression de la multiplication virale intervient très tôt.

La résistance à l'infection ou degré de «réceptivité» caractérise les différences variétales de comportement à l'égard d'une contamination naturelle par un virus. Elle se traduit selon les variétés par un pourcentage plus ou moins élevé de contaminations après une ou plusieurs années de culture dans un milieu favorable à la transmission des virus : quelques unités pour cent pour les variétés peu sensibles à 100 % pour les variétés très sensibles. Ceci est illustré par les résultats d'expériences qui sont réalisées annuellement à Landerneau pour tester la résistance des nouvelles variétés aux virus Y et de l'enroulement. Des tubercules sains de chaque variété à l'étude sont plantés chaque année au voisinage d'infecteurs constitués par des plantes contaminées : 1 rang de plantes saines alternant avec 1 rang de plantes virosées. A la récolte, 3 tubercules sont prélevés par plante et sont plantés l'année suivante au champ ou en serre afin de déterminer leur taux de contamination. Les tableaux 1 et 2 donnent les taux de contamination par le virus Y ou de l'enroulement observés dans la descendance clonale de quelques variétés caractéristiques après 1 an de culture à Landerneau.

Tableau 1. — Pourcentage de contamination par le virus Y dans la descendance clonale de variétés après un an de culture à Landerneau.

Variétés / Année	1979	1980	1981
Bintje	76	77	21
Climax	88	78	9
Ackersegen	34	37	21
Clivia	0	1	0
Maritta	0	0	0

Tableau 2. — Pourcentage de contamination par le virus de l'enroulement dans la descendance clonale de variétés après un an de culture à Landerneau.

Variétés / Année	1975	1976	1979	1980
Bintje	14	34	37	18
Sieglinde	49	94	74	47
Schwalbe	9	4	4	4
Pana	4	0	3	0

Les variétés *Bintje* et *Climax* sont très sensibles à la contamination par le virus Y, *Clivia* et *Maritta* sont peu sensibles. Il existe des différences du même

ordre en ce qui concerne le virus de l'enroulement : *Sieglinde* est très sensible, *Pana* résistante.

Cette forme de résistance, moins parfaite que l'hypersensibilité ou la résistance extrême, est intéressante car elle paraît être relativement stable à l'égard des pathotypes des virus, du moins en ce qui concerne ceux précités. Elle procède d'un mécanisme très complexe et très mal connu. Divers facteurs peuvent intervenir à différents niveaux pour déterminer une plus ou moins grande réceptivité des variétés à une contamination virale (inappétence des pucerons, quantité d'inoculum nécessaire à l'infection, vitesse de multiplication et de diffusion du virus dans la plante-hôte, rapidité de migration vers les tubercules-fils, etc.). Son hérédité est polygénique et sa sélection est difficile.

La dissémination de la majorité des virus chez la pomme de terre étant le fait de pucerons, l'obtention de formes résistantes aux vecteurs pourrait aussi constituer un moyen de limiter les contaminations virales.

ARENZ (1951) a montré que certaines variétés de pommes de terre se laissent plus ou moins facilement coloniser par *Myzus persicae*, mais n'a pu toujours établir de corrélation entre ce comportement et leur résistance aux virus, en particulier pour le virus Y.

Des études sur le comportement à l'égard des pucerons de diverses espèces tubérifères du genre *Solanum* ont été réalisées, surtout aux États-Unis (RADCLIFFE et al., 1981) Elles ont mis en évidence des différences importantes qui s'expliquent par des phénomènes d'antibiosis ou de caractères morphologiques très particuliers, comme la présence de poils glanduleux collant aux pattes des pucerons chez *S. berthaultii* et *S. polytrichon* (GIBSON, 1971, 1974). Malheureusement, de tels caractères, étant donné leurs difficultés d'appréciation, ne sont pas faciles à sélectionner.

II. — LEUR UTILISATION DANS L'AMÉLIORATION

Les formes de résistance décrites précédemment ont été utilisées avec plus ou moins de succès, selon les virus et les sources de résistance disponibles chez les diverses solanées tubérifères apparentées à la pomme de terre.

Ce sont l'hypersensibilité et la résistance extrême qui ont le plus souvent retenu l'attention des sélectionneurs. Ces deux formes de résistance parfaites, obéissant à la loi du tout ou rien, sont à hérédité simple et de sélection facile. Le tri des clones résistants dans la descendance d'un croisement peut se faire très tôt au stade semis. De jeunes plantules au stade 3 à 4 feuilles manifestent des symptômes visibles 2 à 3 semaines après une inoculation mécanique.

Une hypersensibilité à l'égard de certains pathotypes du virus X a été mise en évidence depuis déjà longtemps chez quelques variétés cultivées. Deux gènes dominants, N_x, N_b, confèrent chacun l'hypersensibilité à un groupe de pathotypes sur les quatre qu'il est possible de différencier avec ces 2 gènes (COCKERHAM, 1955). Il a été possible de les combiner sur une même variété, comme

par exemple la variété anglaise Craig's Defiance. Mais la spécificité de ce caractère à l'égard des pathotypes limite beaucoup l'intérêt d'une telle sélection.

Le problème se présente différemment en ce qui concerne le virus A. Un gène d'hypersensibilité dominant N_a, lié au gène N_x, est présent chez de nombreuses variétés cultivées, dont certaines très anciennes comme *Bintje*, et qui jusqu'ici ne semble pas avoir été surmonté par l'apparition de nouveaux pathotypes. Ceci explique l'importance donnée à ce caractère dans tout programme d'amélioration et dans le jugement des nouvelles variétés. En France, 43 variétés de pommes de terre sur la centaine inscrite au Catalogue des Espèces et Variétés cultivées sont hypersensibles à A, ce qui leur confère une immunité pratique au champ à ce virus.

La résistance extrême au virus X a été trouvée chez quelques clones de *Solanum andigenum* (COCKERHAM, 1958, 1970), espèce primitive cultivée dans les Andes et chez *S. acaule* (ROSS, 1954). Son hérédité est monogénique dominante (ROSS, 1954, COCKERHAM, 1958, 1970). Ces deux espèces ont été introduites dans des programmes d'amélioration et de nombreuses variétés, extrêmement résistantes à X, ont été obtenues et sont actuellement cultivées. 12 variétés possédant ce caractère figurent aujourd'hui au Catalogue Français. Cette forme de résistance a pendant très longtemps été considérée comme étant efficace contre l'ensemble des pathotypes du virus X. La découverte récente (FRIBOURG, 1977) en Bolivie d'un nouveau pathotype de X, capable de surmonter cette résistance extrême, pose à nouveau le problème de stabilité de cette forme de résistance.

Certains clones de *S. stoloniferum*, espèce sauvage originaire du Mexique, possèdent une résistance extrême au virus Y. Ce caractère est sous la dépendance d'un gène dominant qui confère à la fois la résistance à Y et à A. Un important travail est réalisé dans divers pays européens pour l'introduire dans le patrimoine de nos variétés cultivées. Des variétés extrêmement résistantes ont été obtenues et mises récemment en culture en Allemagne. En France, les travaux dans ce domaine sont déjà très avancés.

La résistance à l'infection ou «degré de réceptivité» est connue depuis déjà longtemps. Elle a été mise en évidence pour le virus Y chez quelques variétés cultivées et chez de nombreuses espèces tubérifères sauvages du genre *Solanum*. C'est actuellement la seule forme de résistance connue pour le virus de l'enroulement et certains clones de *S. acaule* et *S. demissum* possèdent ce caractère à un fort degré.

Étant donné la nature polygénique de ce type de résistance, les schémas de sélection pour maintenir ou élever son niveau, parfois insuffisant dans nos variétés cultivées, sont nécessairement plus complexes. Le problème se complique encore par la difficulté rencontrée dans la sélection de ce caractère. Actuellement, on ne sait faire ce travail que par la mise en place d'essais au champ, exigeant un grand nombre de plantes et la présence de plantes contaminées servant d'infecteurs. En raison de la grande variabilité du taux de pullulation des pucerons selon les années et les régions, ces essais doivent nécessairement être répétés dans l'espace et le temps et [redacted] fonction du taux de conta-

mination par les viroses, les résultats ne sont pas toujours faciles à interpréter.

Tableau 3. – Pourcentage de contamination par le virus Y dans la descendance clonale de variétés après un an de culture dans trois lieux différents (1981).

Variétés / Lieux	Landerneau	Rennes	Versailles
Bintje	21	59	92
Ackersegen	21	92	96
Dani	2	16	95
Clivia	0	18	92
Maritta	0	0	75
Pentland Crown	0	67	89

Ceci ressort des résultats d'essais de ce type réalisés dans trois lieux différents : Landerneau, Rennes et Versailles (Tabl. 3). Si le taux de contamination est élevé, comme cela est le cas à Versailles en 1981, les différences de sensibilité entre variétés n'apparaissent plus. Il en est de même si ce taux est trop faible. La meilleure discrimination est obtenue quand le taux de contamination n'est ni trop faible ni trop fort, comme cela est le cas à Rennes.

Dans de telles conditions, il est compréhensible que les progrès à attendre de la sélection pour ce caractère de résistance ont été et seront toujours très lents et peu spectaculaires. L'étude des mécanismes de cette résistance, non seulement pour les connaître, mais aussi avec l'objectif de faire déboucher cette connaissance sur des tests simples ou critères de sélection, serait d'un grand secours pour permettre au sélectionneur de progresser plus rapidement.

CONCLUSION

L'amélioration de la résistance aux virus chez la pomme de terre est un travail de longue haleine. Des progrès sensibles ont été obtenus et les perspectives sont loin d'être épuisées. Les résultats les plus probants ont été obtenus dans les pays européens les plus continentaux, là où le problème des virus se pose avec le plus d'acuité. Aujourd'hui, leur assortiment variétal est nettement plus résistant que celui des pays plus maritimes comme la France et les Pays-Bas. Il est dommage que la qualité ne soit pas toujours en rapport avec le niveau de résistance.

Il est certain que la seule amélioration de la résistance variétale ne pourra jamais, à elle seule, résoudre le problème des maladies à virus chez la pomme de terre dont le spectre est très large. Mais elle peut, en combinaison avec d'autres méthodes, contribuer très fortement à limiter leur extension et à réduire l'importance de leurs dégâts dans les cultures.

BIBLIOGRAPHIE

ARENZ B., 1951 — Der Einfluss verschiedener Faktoren auf die Resistenz der Kartoffel gegen die Pfirsichblattlaus. *Z. Pflanzenbau Pflanzenschutz*, 2 : 49-62.

ARENZ B., 1951 — Weitere Ergebnisse über die Resistenz der Kartoffel gegen die Pfirsichblattlaus. *Z. Pflanzenbau Pflanzenschutz*, 2 : 63-67.

COCKERHAM G., 1955 — Strains of potato virus X. Proc. 2nd Conf. Potato Virus Dir. Lisse Wageningen 1954 : 89-92.

COCKERHAM G., 1958 — Experimental breeding in relation to virus resistance. Proc. 3rd Conf. Potato Virus Dir. Lisse Wageningen 1957 : 199-203.

COCKERHAM G., 1970 — Genetical studies on resistance to potato viruses X and Y. *Heredity* 25 : 309-348.

DELHEY R., 1974 — Zur Natur der extremen Virusresistenz bei der Kartoffel. I. Das X Virus. *Phytopath. Z.*, 80 : 97-119.

DELHEY R., 1975 — Zur Natur der extremen Virusresistenz bei der Kartoffel. II. Das Y. Virus. *Phytopath. Z.*, 82 : 163-175.

FRIBOURG C.E., 1977 — Rep. of the Planning Conf. on development in the control of potato virus diseases. Lima Peru 1977 : 153-164.

GIBSON R.W., 1971 — Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. *Ann. Appl. Biol.*, 68 : 113-119.

GIBSON R.W., 1974 — Aphid trapping glandular hairs on hybrids of *Solanum tuberosum* and *S. berthaultii*. *Potato Res.*, 17 : 152-154.

RADCLIFFE E.B., LAUER F.I., LEE M.H., ROBINSON P.D., 1981 — Evaluation of the United States Potato collection for resistance to green peach aphid and potato aphid. *Minn. Agri. Exp. Sta. Tech.*, Bull. 331 : 41 p.

REESTMAN A.J., 1970 — Importance of the degree of virus infection for the production of ware potatoes. *Potato Res.*, 13 : 248-268.

ROSS H., 1954 — Die Vererbung der Immunität gegen das X. Virus in tetraploidem *S. acaule*. *Caryologia*, 6, Suppl. : 1128-1132.

ROSS H., 1958 — Virusresistenzzüchtung an der Kartoffel. *Eur. Potato J.*, 1 Heft 4 : 1-19.

ROSS H., 1961 — Uber die Vererbung von Eigenschaften für Resistenz gegen das Y und A Virus in *Solanum stoloniferum* und die mögliche Bedeutung für eine allgemeine Genetik der Virusresistenz in *Solanum* Sect. *Tuberarium*. Proc. 4th. Conf. Virus Diseases, Braunschweig 1960 : 40-48.

WETTER C., 1961 — Uber die X Virus Immunität der Kartoffelsorte Saphir. *Phytopath. Z.*, 41 : 205-270.

SÉLECTION DU BLÉ TENDRE POUR L'AMÉLIORATION DU COMPORTEMENT VIS-A-VIS DE *SEPTORIA NODORUM* BERK. RÉSULTATS OBTENUS, PERSPECTIVES

par M. TROTTET*

RÉSUMÉ. — La diminution du rendement du Blé tendre provoquée par *Septoria nodorum* Berk. n'est pas toujours proportionnelle à l'intensité de la maladie sur les plantes. Le critère retenu pour mesurer le comportement de lignées de Blé tendre vis-à-vis de la Septoriose est l'effet de la maladie sur le poids de mille grains. Une méthode de sélection en «bulk» pour l'amélioration de la résistance et de la valeur agronomique a été utilisée.

Cet article présente les principaux résultats obtenus par cette méthode ainsi que les limites de la sélection en «bulk». Les possibilités d'améliorer la méthode de sélection sont discutées.

SUMMARY. — Wheat yield decrease induced by *Septoria nodorum* is not strongly related to disease development on the plants. The method of measure of wheat behaviour towards *Septoria* glume blotch consists in the study of the incidence of the disease on 1000 grains weight. A «bulk» method of breeding has been used to improve the resistance and the agronomic value of wheat. This paper gives the main results obtained using this method and the limits of the bulk method of breeding. Some ways of improving the method are discussed.

La Septoriose provoquée par *Septoria nodorum* est une maladie grave du blé tendre lorsque le temps est pluvieux après l'épiaison. Elle provoque des nécroses sur toutes les parties aériennes de la plante et une diminution du rendement en réduisant la vitesse d'accumulation de la matière sèche dans le grain, ce qui conduit à un échaudage. Le nombre de grains par épi n'est réduit que pour des attaques très fortes et sur des lignées très sensibles (TROTTET et MERIEN, 1982). Pour une lignée donnée, la diminution du poids de 1000 grains (PMG) est d'autant plus forte que les symptômes sont plus intenses. Mais lorsque l'on

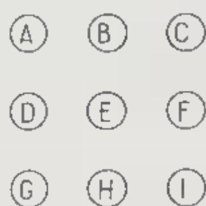
* INRA - Station d'Amélioration des Plantes , B.P. 29 - F 35650 Le Rheu.

veut comparer différentes lignées, on n'observe généralement pas une très bonne relation entre l'intensité des symptômes et la diminution du poids de 1000 grains. Cela est dû au fait que la physiologie de la formation du grain est différente pour chaque lignée et qu'il existe des phénomènes de tolérance.

Pour tenir compte de tous ces facteurs, nous avons choisi de juger le comportement des lignées par le rapport du PMG dans des parcelles contaminées par *S. nodorum* au PMG dans des parcelles saines. Ce rapport appelé PMG relatif intègre les phénomènes de résistance et de tolérance. Le dispositif expérimental est présenté dans la figure 1, la parcelle élémentaire est un poquet de 15 plantes. Les parcelles contaminées et témoins sont regroupées dans deux bandes de 1,5 m de largeur séparées par six lignes de blé pour éviter le passage du parasite de la zone contaminée à la zone témoin.

PARCELLES INOCULEES PAR S. NODORUM

PARCELLES TEMOINS





POIDS DE MILLE GRAINS INOCULE PAR S. NODORUM

POIDS DE MILLE GRAINS TEMOIN

$$\text{PMG RELATIF} = \frac{\text{PMG INOCULE}}{\text{PMG TEMOIN}}$$

Fig. 1. — Mesure du comportement de lignées de Blé vis-à-vis de *Septoria nodorum* Berk.

La contamination est réalisée par pulvérisation d'une suspension de spores à la concentration de 10^6 spores par millilitre.

Les premiers travaux de sélection de variétés résistantes, réalisés à Rennes, ont utilisé une méthode «bulk». Pour chaque croisement, chaque génération

est semée en mélange; à l'épiaison, les plantes sont contaminées par pulvérisation d'une suspension de spores puis les épis les plus hauts, favorisés dans la compétition interplantes, sont coupés car nous voulons sélectionner des plantes courtes, résistantes à la verse. A maturité, chaque croisement est récolté en mélange et un tri par ventilation permet de ne conserver que les grains les moins échaudés, supposés provenir des plantes les moins attaquées, donc les plus résistantes. En fait, la taille des plantes intervient également, les grains des plantes les plus courtes étant en moyenne plus échaudés que ceux des plantes de taille moyenne.

Après trois années de sélection en «bulk», un retour à la sélection généalogique est opéré en F5 (Fig. 2). Pour cela, toutes les plantes F4 sont arrachées et on sélectionne les plantes les plus courtes dont le poids moyen des épis est le plus élevé.

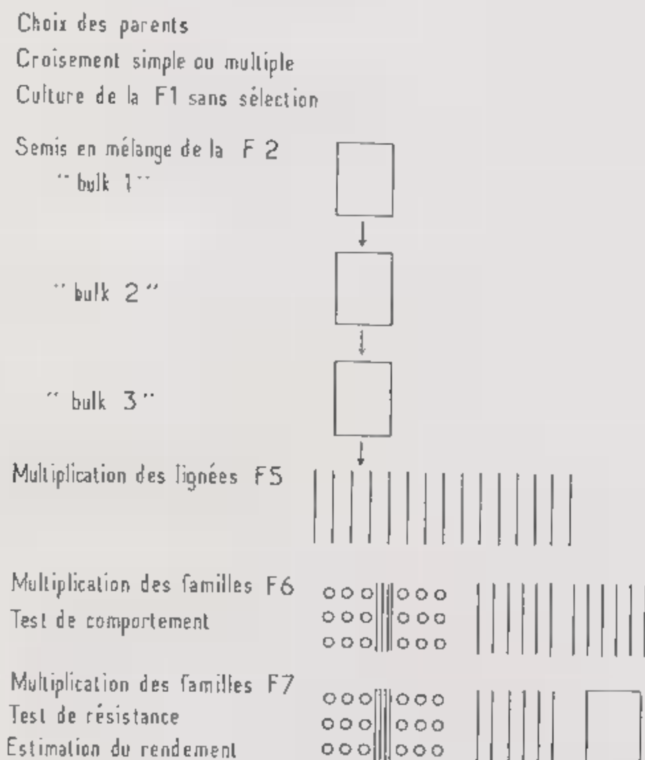


Fig. 2. — Schéma de sélection de variétés de Blé résistantes à *Septoria nodorum* Berk.

Cette méthode de sélection a permis d'obtenir des résultats intéressants. A partir de certains croisements, nous avons obtenu des lignées d'un niveau de résistance au moins égal à celui de «Comtal», variété française la plus résis-

tante, avec une taille égale ou inférieure et une valeur agronomique égale ou supérieure.

Différentes conditions sont nécessaires à l'efficacité de cette méthode. Il faut que le développement de *S. nodorum* soit suffisamment important, cela ne peut être obtenu régulièrement que si on pratique des contaminations artificielles et de l'irrigation par aspersion pendant la phase critique du développement de la maladie. Il est également important que l'ensemble des plantes ait une valeur agronomique suffisante surtout en ce qui concerne la résistance à la verse, et que les disjonctions pour la taille ne soit pas trop importantes. En effet, la verse tend à produire un échaudage du grain indépendamment du niveau de résistance des plantes, et dans une population en disjonction la présence des plantes trop hautes augmente la sensibilité à la verse de l'ensemble de la population et peut augmenter l'échaudage des plantes les plus courtes du fait de la compétition pour la lumière. Les plantes doivent aussi avoir un bon niveau de fertilité car les plantes peu fertiles ont souvent des grains peu échaudés même si elles sont fortement attaquées.

La méthode «bulk» utilisée nous a donné de bons résultats surtout pour des croisements entre lignées adaptées à nos conditions culturales («Comtal», Champlein/Aronde 68», «VPM/Moisson», «Huntsman» ...). Elle est peu adaptée à l'utilisation directe de géniteurs de grande taille («VPM», «Mironovskaïa 808» ...) et n'a donné aucun résultat pour l'utilisation directe de géniteurs exotiques.

Pour l'utilisation de géniteurs de grande taille, nous avons obtenu de meilleurs résultats en faisant précéder la sélection [redacted] «bulk» d'une année de sélection généalogique dans le but de raccourcir la taille. Cette méthode s'est montrée efficace pour les croisements entre «VPM» ou «Mironovskaïa 808» d'une part et «Talent», «(US (60) 43 [redacted] Prieur) 61», ou «Courtot» d'autre part. L'amélioration de la valeur agronomique par la sélection généalogique avant le passage en «bulk» devrait permettre de mieux utiliser certains géniteurs de grande taille.

Pour des géniteurs d'un niveau très élevé de résistance mais de très faible valeur agronomique (grande taille, forte sensibilité à la verse et à d'autres maladies), des rétrocroisements limités sur des géniteurs de taille courte et de bonne valeur agronomique peuvent permettre d'obtenir une forme courte des géniteurs qui seront intercroisés. Si l'on choisit des lignées courtes portant un ou deux gènes «rht» déterminés, on n'aura plus de problèmes de distinction de la taille à la génération F2. Dans la plupart des cas, un seul rétrocroisement par le géniteur de résistance sur la F1 avec la lignée portant les gènes de nanisme devrait suffire si l'on prend la précaution de choisir un nombre suffisant de plantes dans la F2 de ce rétrocroisement. Cela permettrait en outre d'introduire d'autres caractères (résistance au piétin-verse, aux rouilles ...), indispensables pour créer une variété de Blé. Les plantes issues de l'intercroisement des formes courtes des géniteurs pourront être plus facilement sélectionnées par une méthode «bulk» ou généalogique.

L'amélioration des méthodes de mesure du comportement vis-à-vis de la septriose et surtout la mise au point de tests permettant de juger une plante

avant la floraison dans une population en disjonction par exemple tests sur feuilles détachées maintenues en survie) pourrait permettre de réaliser une sélection récurrente simultanément pour la résistance et la valeur agronomique.

Le perfectionnement de ces différentes méthodes devrait permettre d'élargir la variabilité du matériel résistant à *S. nodorum* utilisable en sélection, d'augmenter nos chances d'obtenir des transgressions et d'obtenir des lignées de bonne valeur agronomique très résistantes.

BIBLIOGRAPHIE

TROTTET M. et MERIEN P., 1982 — Analyse du comportement de vingt lignées de Blé tendre vis-à-vis de *Septoria nodorum* Berk. *Agronomie*, 2 (8): 727-734.

Source : MNHN, Paris

Recherches cyto-physiologiques sur la sporogenèse de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. : Introduction à l'étude du déroulement de la méiose en rapport avec les conditions lumineuses et thermiques.

G. MANACHERE et Y. BASTOUILL-DESCOLLONGES*

RÉSUMÉ. — Le comportement nucléaire des cellules hyméniales et les stades physiologiques de développement des carpophores de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. sont déterminés corrélativement par les alternances «Lumière - Obscurité».

Le développement des primordiums présente des phases successives à la température de référence de 25°C : — 1ère phase photo-stimulée (2,5 à 3,5 jours); — phase photo-inhibée pour l'accomplissement de laquelle l'obscurité nécessaire et suffisante (ex : 4 à 5 heures) peut être remplacée par un abaissement thermique (ex. : 6 heures à 10°C); — 2ème phase photo-stimulée (quelques heures); — une dernière phase photo-indifférente.

A l'échelle microscopique les évènements nucléaires sont étudiés de façon à permettre une étude statistique du phénomène méiotique, et une étude comparée à l'évolution cytologique et morphogénétique des carpophores.

Il [redacted] été établi que : — la lumière donnée en fin de 1ère phase photo-stimulée est nécessaire à l'initiation de la méiose; — un abaissement thermique peut lever le blocage de la méiose au stade caryogamie, résultant du non-accomplissement de la phase photo-inhibée; que cette phase photo-inhibée soit réalisée par abaissement thermique ou par obscurcissement, la dynamique de la méiose reste comparable.

SUMMARY. — The nuclear behaviour of hymenial cells and the physiological stages of development of *Coprinus congregatus* fruit-bodies [redacted] correlatively determined by daily «light» and «dark» periods.

Primordia development was characterized at a standard temperature of 25°C by the following successive phases : — [redacted] first photo-stimulated phase (2,5 to 3,5 days); — a photo-inhibited phase (4 or 5 hours of darkness minimum); this dark period can be substituted by a lowering of the temperature (e. g. : 25 to 10°C during 6 hours); — [redacted] second photo-stimulated phase (few hours); — a photo-indifferent phase.

* Université Lyon I - Département de Biologie Végétale et Laboratoire de Mycologie associé au CNRS n° 44, Bâtiment 405, 43 Bd du 11 novembre 1918 - 69622 Villeurbanne Cedex France.

CRYPTOGAMIE, MYCOLOGIE *(Cryptog., Mycol.)* TOME 3 (1982).

At the microscopical level nuclear events were studied in such a way to allow a statistical analysis of meiosis, as well [redacted] a comparison of cytological and morphological development of the fruit-bodies.

It has been established that : – light provided at the end of first photo-stimulated phase is necessary for meiosis initiation; – lowering the temperature suppressed meiotic arrest at the «nuclear fusion» stage in the absence of the photo-inhibited phase. The kinetics of meiosis were found to be similar whether darkness or a lower temperature was given to satisfy the photo-inhibited phase.

I. – INTRODUCTION

Au cours des deux dernières décennies, de nombreux travaux ont été conduits, afin de préciser les déterminismes de la morphogenèse des champignons. Nous avons tenté récemment de dresser un état de l'avancement de ces recherches pour ce qui concerne les Basidiomycètes (MANACHERE 1978, 1980; MANACHERE et al., sous presse). Il ressort de ces mises au point que, actuellement, certains axes sont privilégiés par une majorité de chercheurs : ainsi ceux concernant la biochimie métabolique de la différenciation des carpophores, depuis l'apparition de leurs primordiums à partir du mycélium originel jusqu'à leur maturation, celle-ci concrétisée en particulier par la formation de basidiospores mûres et leur projection.

Ces recherches nécessitent, en pratique, une bonne «domestication» des espèces étudiées : ainsi, l'analyse de la composition d'un carpophore, au plan biochimique, n'a de sens que si le chercheur connaît l'état physiologique de celui-ci, et peut en outre avoir à sa disposition un nombre suffisant d'échantillons au stade correspondant. Cette maitrise du matériel biologique reste exceptionnelle dans le cas de la plupart des Basidiomycètes. Quand cette maitrise est possible, les chercheurs se bornent le plus souvent à prendre pour référence des stades de développement physiologiques reconnaissables, plus ou moins aisément, macroscopiquement, par leurs éventuelles caractéristiques morphologiques.

Or tout carpophore de Basidiomycètes (qualifié de «sporophore» par les scientifiques anglo-saxons) est normalement producteur de basidiospores. Son degré d'évolution doit donc pouvoir être apprécié par celui de sa sporogenèse et l'on devrait, par voie de conséquence, être en mesure de préciser les stades physiologiques, usuellement définis macroscopiquement, par des observations microscopiques de l'état d'avancement de la sporogenèse : ceci implique la recherche d'un complément d'information à l'échelle microscopique.

Les influences respectives de la lumière et de l'obscurité sur la sporogenèse au niveau de jeunes basides de *Coprinus congregatus* ont été reconnues de longue date (MANACHERE 1968). La régulation du phénomène par le photopériodisme a été démontrée. La portée générale de nos observations a été établie par plusieurs auteurs se consacrant à d'autres espèces de Coprins. En particulier, le «blocage» de la méiose au stade «noyau de fusion» sous éclairement ininter-

rompu, que nous avions observé pour la première fois au niveau de basides de carpophores de *C. congregatus* développés à 25°C (MANACHERE 1968), a été confirmé ultérieurement dans le cas de carpophores de *Coprinus «lagopus»* à 35°C (LU 1972) et de *Coprinus macrorhizus* à 28°C (KAMADA et al. 1978).

Dans nos conditions expérimentales usuelles (cf. ci-après, «cultures des myceliums fructifères»), après leur bouturage, les cultures de *Coprinus congregatus* sont soumises généralement à un pré-séjour à l'obscurité (P.C.O. = préculture à l'obscurité). Au cours de celui-ci, la croissance végétative s'effectue, à l'abri des radiations lumineuses qui seraient susceptibles d'induire la fructification.

A l'issue de la P.C.O., à la température de 25 ± 1°C, et sous l'éclairement de référence, des cultures éclairées sans interruption (régime lumineux quotidien dit «L,L») ou à raison de 12 heures par jour (régime lumineux quotidien dit «L,**O**» ou «L,**D**» - alias «lumière, **obscurité**» ou «light, **darkness**» - «12,12») portent le plus souvent après 3,5 à 4,5 jours des primordiums dits au «stade de sensibilité à l'obscurité» (**stade - 36 h** dans nos conditions expérimentales). En pratique, ce stade témoigne de l'achèvement d'une «**première phase photo-stimulée**» au cours de laquelle la lumière a été nécessaire à la naissance et au développement des primordiums (MANACHERE 1970).

Nous avons établi que, à ce stade de sensibilité à l'obscurité, et toujours à la température de 25°C, un obscurcissement temporaire est indispensable pour que les carpophores poursuivent leur développement (**phase photo-inhibée**): en particulier pour que leurs stipes s'allongent normalement et que la maturité générale des chapeaux s'effectue, particulièrement pour ce qui concerne la sporogenèse. Un obscurcissement d'une durée de 12 heures est alors efficace, à condition d'être suivi d'un nouvel éclairement convenable en intensité et durée, nécessaire à l'accomplissement d'une «**seconde phase photo-stimulée**» (MANACHERE 1970). En pratique, à 25°C, un obscurcissement d'une durée de 5 heures est «inducteur à 100 %» (ROBERT et DURAND 1979).

Diverses expériences conduites dans le cadre de l'étude des interactions des facteurs lumière et température sur la fructification ont permis d'établir que l'obscurité «nécessaire et suffisante» à 25°C peut être remplacée par un abaissement de température convenable, les primordiums au stade de sensibilité à l'obscurité étant alors maintenus à la lumière. C'est ainsi qu'un abaissement de la température de 25 à 10°C pendant 12 heures à compter de ce stade est pleinement efficace et compense le non obscurcissement (ROBERT 1971). En pratique, un abaissement de température de 25 à 10°C pendant 6 heures est «inducteur à 100 %» (ROBERT et DURAND 1979). Au demeurant, quand obscurité et basse température interviennent simultanément, la basse température amplifie l'induction liée à l'obscurcissement, et ceci d'autant mieux qu'elle est donnée à la fin de la période d'induction (DURAND et ROBERT 1980).

Nos données initiales sur la cyto-physiologie des carpophores de *C. congregatus* seront rappelées et précisées ci-après, compte-tenu d'observations plus récentes. L'apport de ces résultats à une meilleure connaissance des déterminismes de la morphogenèse de ces carpophores sera envisagé.

II. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

1) CULTURE DES MYCÉLIUMS FRUCTIFERES

Les cultures de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. sont faites selon notre technique usuelle (cf. MANACHERE 1970), en tubes à essais, par confrontation de deux myceliums compatibles d'origine monosperme, sur notre milieu semi-synthétique type n° 3 modifié (g/l) : malt (Cristomalt) Difal : 10 g; hydrolysat de caséine (Fluka) : 0,7 g; KH_2PO_4 : 0,2 g; $(MgCO_3)4\,Mg(OH)_2$, 5 H_2O : 0,125 g; $MgSO_4$, 7 H_2O : 0,1 g; $Ca_5(PO_4)_3OH$: 0,05 g; gélose (Serlabo) : 12 g.

Les conditions générales de culture ont été rappelées [redacted] introduction. Sauf indications contraires, les cultures sont maintenues dans une pièce climatisée, à la température de 25 ± 1°C soit dans une enceinte obscure, soit sous éclairement artificiel. Dans ce dernier cas, la lumière est donnée par des tubes fluorescents Mazdafluor «lumière du jour de luxe» (énergie lumineuse au niveau des cultures : environ 30 $\mu W.cm^{-2}$, soit sensiblement 150 lx).

2) OBSERVATIONS CYTOLOGIQUES

a. - Coloration des noyaux par l'hématoxyline ferrique :

Des fragments de chapeaux prélevés sur des carpophores aux différents stades à étudier sont fixés dans le mélange de Hollande (BOIDIN 1954). Après 8 jours ou plus de fixation, le matériel est rincé abondamment, déshydraté et inclus dans la paraffine fondue à 60°C. Ces fragments sont alors coupés au microtome, à 5µm d'épaisseur. Les coupes sériées sont étalées sur lame de verre et, après séchage, déparaffinage et réhydratation, elles sont hydrolysées dans une solution de HCl N, à 60°C, pendant 10 minutes, puis mordancées dans l'alun de fer ammoniacal (en solution aqueuse à 5 %) et finalement colorées par immersion dans l'hématoxyline ferrique (la solution employée est obtenue par dilution au 1/10e dans l'alcool à 70° d'une solution mère - cette dernière préparée en dissolvant de l'hématoxyline ferrique dans de l'alcool à 95° à raison de 10 g/100 ml). Après 3 jours, la coloration est régressée par l'alcool picriqué; les coupes sont ensuite déshydratées et montées dans une goutte de Baume du Canada.

Cette méthode [redacted] été retenue car elle présente l'avantage de permettre un comptage complet des basides à un niveau choisi des lamelles (dans leur moitié inférieure). Cette étude a été effectuée pour chaque stade sur 6 exemplaires différents de primordiums; chacun d'entre eux [redacted] été étudié au niveau d'une lamelle et sur tout le profil de celle-ci; ainsi dans chaque comptage la différence de maturation des basides existant entre la base des lames et leur arête est prise en compte de manière identique. Le pourcentage des basides correspondant à un état nucléaire précis est donc calculé pour chaque stade de développement des carpophores à partir de 6 comptages différents. Ceci permet l'étude statis-

tique de la méiose à ses diverses étapes (fig. 2 et 3).

Cette technique de coloration présente néanmoins des limites : en particulier, elle ne permet pas une observation fine des divers états chromosomiques de la prophase I de la méiose.

b. - **Coloration des noyaux par l'hématoxyline propionique** :

La méthode des étalements de LU (1967) - modifiée par ZICKLER (1973) - après coloration à l'hématoxyline propionique, présente l'avantage de rendre l'observation des chromosomes plus aisée, leur image apparaissant bien contrastée sur un cytoplasme homogène et transparent.

Le fixateur utilisé est un mélange butanol - acide acétique glacial - acide chromique à 2 %, dans les proportions 9/6/2 (v/v). Après huit jours de fixation, les fragments de chapeaux sont hydrolysés dans HCl N à 70°C pendant 10 minutes; l'hydrolyse est arrêtée par refroidissement très rapide dans la glace.

Un fragment de lamelle hyméniale est séché, dilacéré pendant 30 secondes sur une lame de verre dans 2 gouttes d'acétate de fer (préparation à partir d'une solution saturée d'acétate de fer basique purifié, par dilution à 3-4 % dans l'acide acétique à 45 %). Deux gouttes d'hématoxyline propionique à 2 % sont déposées sur la lame et mélangées lentement au mordant (le colorant qui a vieilli est d'autant plus efficace). Le matériel est étalé sur la lame par légère pression sur la lamelle couvre-objet. L'observation est faite au contraste de phase.

III. – RÉSULTATS

1) ÉVOLUTION DE LA MÉIOSE ET DE LA SPOROGENESE SOUS RÉGIME PHOTOPÉRIODIQUE (L,D : 12,12), A 25°C. (Fig. 2)

Dans ces conditions expérimentales, la plupart des cultures portent des carpophores mûrs (**stade Oh**) au début de la 6ème photopériode, soit donc 5 jours après la fin du pré-séjour à l'obscurité. La morphologie des primordiums aux débuts et fins des photopériodes permet très généralement de prévoir dans quel délai ils atteindront leur maturité et donc de définir très précisément des stades **— 72 h**, **— 60 h**, etc.(MANACHERE 1970).

Nos comptages ont permis de constater que les jeunes basides ont encore 2 noyaux aux stades **— 48h** et **— 36h**. A **— 48h** les noyaux sont de petite taille; entre **— 48h** et **— 36h**, les basides en grossissant passent de la forme cylindrique à la forme en massue, les noyaux grossissent, la chromatine s'organise, les chromosomes semblent s'individualiser, les noyaux se rapprochent. A **— 36h** la fusion nucléaire paraît imminente pour les basides de plus grande taille. La caryogamie débute une fois atteint le stade **— 36h** et se poursuit au cours de la période osbcure séparant les stades **— 36h** et **— 24h**, période obscure dont on sait qu'elle est ici nécessaire et suffisante à une maturation «normale» des car-

pophores. tant au plan de la morphogenèse que celui de la sporogenèse. Plus précisément, il apparaît que, au stade — **24h**, les basides les plus grosses — c'est à dire celles qui émergent et constituent la «1ère génération» — sont au stade «noyau de fusion». Par contre les plus jeunes contiennent encore 2 noyaux, mais proches l'un de l'autre et dans lesquels les chromosomes commencent à s'individualiser, montrant bien que la fusion est imminente (Fig. 1, f - g). Ainsi à ce stade — **24h** environ 50 % des basides renferment un seul noyau diploïde ou noyau de fusion. Toutes les basides présentent finalement un noyau de fusion entre — **20h** et — **16h**. Les stades méiotiques bi- puis tétranucléés sont observés dans les 4 heures qui suivent. Il est possible d'estimer la durée de la Prophase I à 18 heures maximum pour les basides de la 1ère génération et à 8 heures maximum pour les basides les plus jeunes. Ce décalage dans l'évolution des basides se retrouve après le stade — **12h** dans la taille et la pigmentation des spores.

Au stade — **12h**, de nombreuses basides ont 4 noyaux et montrent des stérigmates, dont la plupart n'ont pas encore d'ébauche de spore à leur extrémité. La sporogenèse proprement dite se produit au cours de la période obscure séparant les stades — **12h** et **0h**, période dont il convient de rappeler qu'elle peut être remplacée par une période éclairée d'égale durée sans préjudice apparent pour le développement normal des carpophores (MANACHERE 1970).

Au stade — **8h**, les stérigmates de la plupart des basides sont porteurs de spores, dans la majorité des cas peu colorées et non nucléées.

Au stade — **4h** la coloration des spores s'est accentuée, les 4 noyaux de chaque baside ont généralement franchi les stérigmates, gagnant chacun respectivement une spore. Suite à une division mitotique, les spores mûres de *C. congregatus* ont 2 noyaux, comme celles de la plupart des Agaricales chromo-

---

Fig. 1. : Évolution nucléaire depuis le stade «2 noyaux préméiotiques» jusqu'au stade «tétrade postméiotique». (x 1400).

a - **b : «stade — 48h»** : basidioles cylindriques à 2 noyaux compacts.

c - d : «stade — 36h» obtenu en 12,12 : les basides prennent la forme de massue; dans les noyaux dont la fusion est imminente, la chromatine s'organise.

e : «stade — 36h» obtenu en LL (lumière continue) : la caryogamie a débuté dans quelques basides.

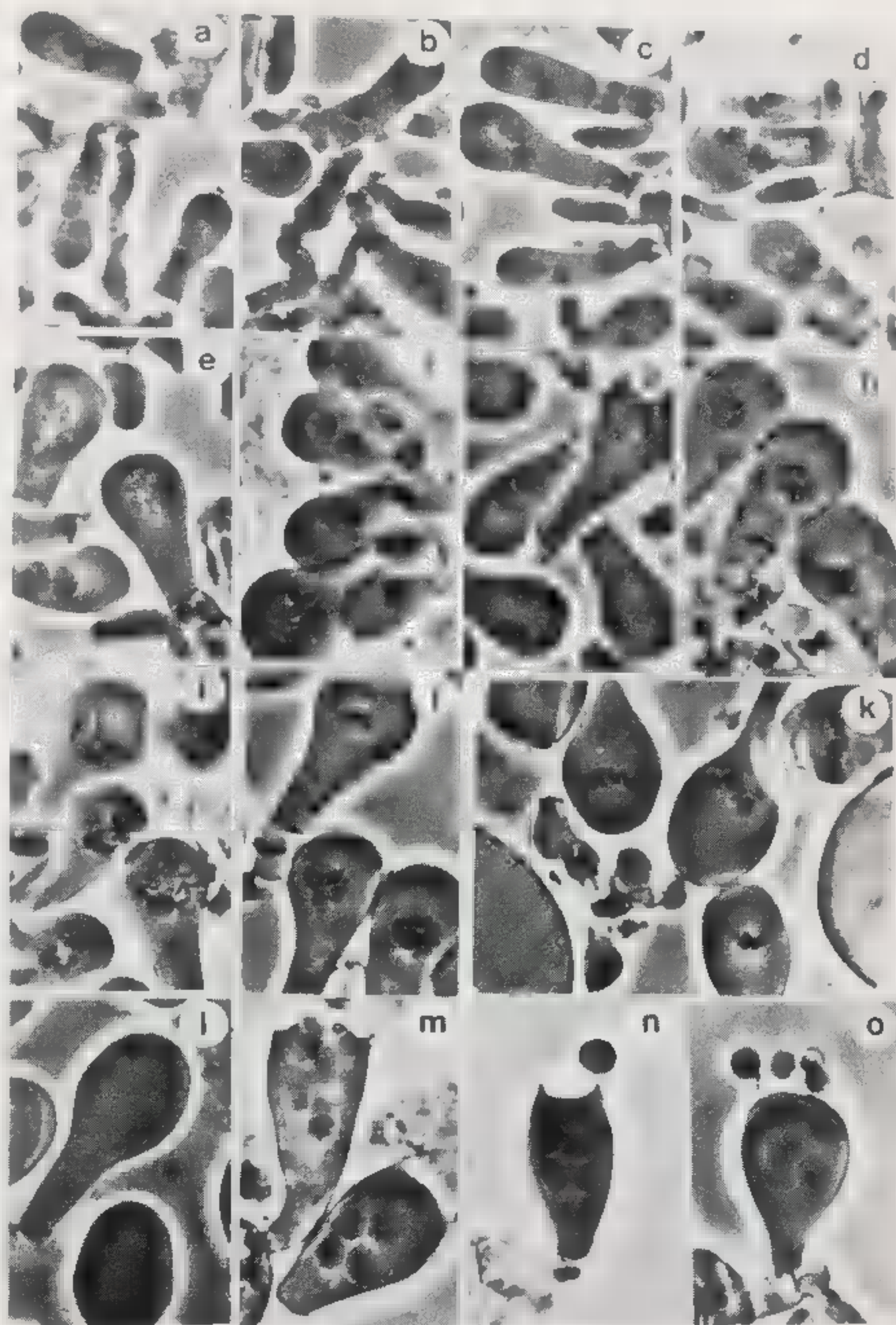
f - g - h : «stade — 24h» : les basides les plus développées présentent [illegible] noyau de fusion à l'état prophase I, les plus jeunes ont 2 noyaux sur le point de fusionner.

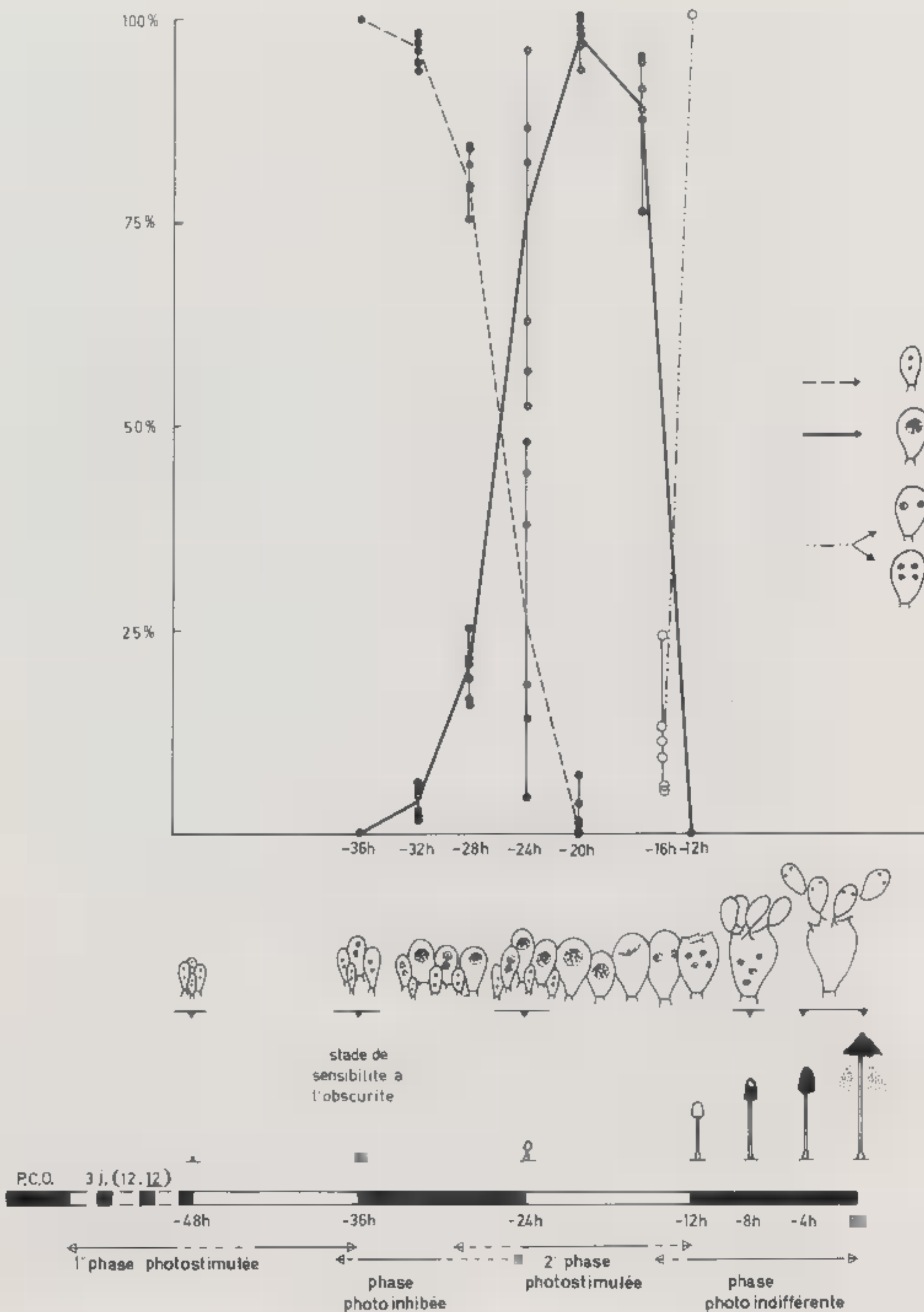
i - j : «stade — 18 à — 20h» : toutes les basides possèdent un noyau méiotique à l'état prophase I.

k - l : «stade — 16h» : tous les stades nucléaires entre la métaphase et la télophase I peuvent être observés.

m - n - o : «stade — 12 à — 8h» : la tétrade de noyaux formés à la fin de la 2ème division de méiose va de pair avec l'apparition des stérigmates et la naissance des spores.

Remarque : A — **10h** les spores n'ont pas encore atteint leur taille adulte (environ 12 x 6 μm). A — **8h** la pigmentation des spores a commencé. La sporogenèse se poursuit par la migration des noyaux dans les spores, aux environs de — **4h**. Dans chaque spore se produit alors une mitose qui aboutit à la formation de spores binucléées. Les basides ne gardent donc aucun noyau résiduel.


a
b
c
d
e
k
l
m
n
o



100%
75%
50%
25%
-36h
-32h
-28h
-24h
-20h
-16h
-12h
stade de
sensibilite a
l'obscurite
P.C.O.
3 j. (12.12)
-48h
-36h
-24h
-12h
-8h
-4h
1° phase photostimulée
phase
photo inhibée
2° phase
photostimulée
phase
photo indifférente

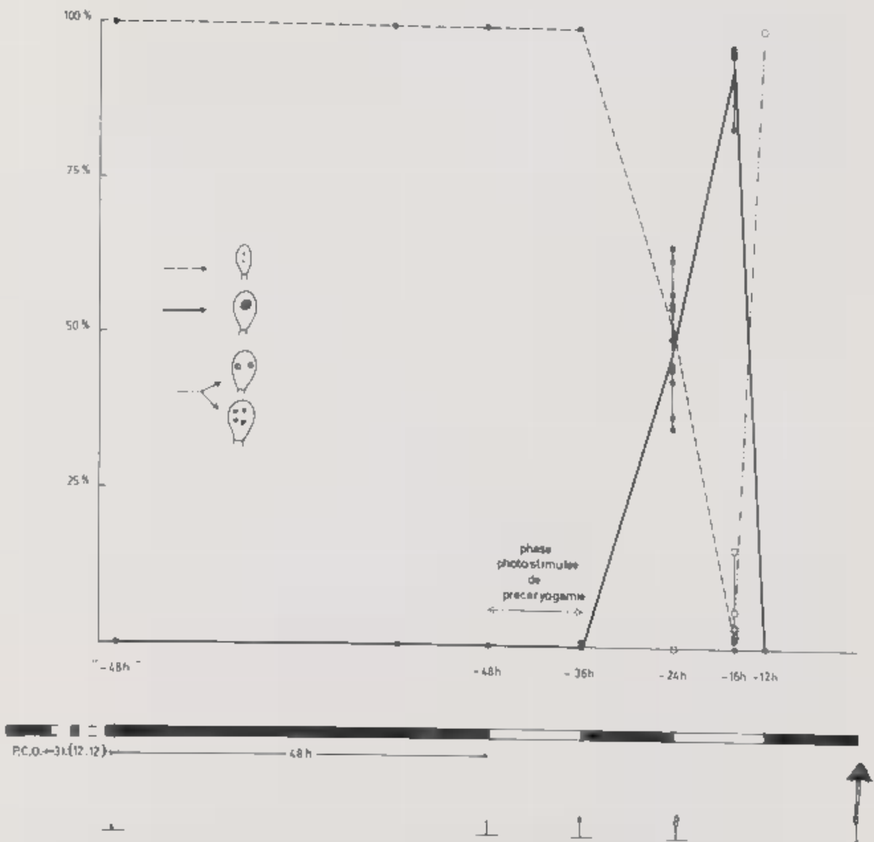


Fig. 2 : Évolution de la méiose et de la sporogenèse sous régime photopériodique (L,O : 12,12) à 25°C.

— Représentation statistique de l'évolution de la méiose entre le stade de sensibilité à l'obscurité et l'obtention des 4 noyaux méiotiques.

— Étude comparée des évolutions cytologique et morphogénétique des carpophores de *Coprinus congregatus*.

Fig. 3 : Étude statistique de l'évolution de la méiose dans les basides de *Coprinus congregatus*, dans le cas où la phase photo-stimulée de précaryogamie est retardée par une période obscure surnuméraire de 48 heures.

Remarque : Ces observations démontrent que l'induction de la méiose est ici strictement photodépendante : si les ébauches au stade – 48h ne sont pas éclairées la caryogamie n'a pas lieu. Pour que celle-ci soit initiée une période lumineuse d'au plus 12 heures est nécessaire.

sporées et contrairement à celles généralement uninucléées de la majorité des Agaricales leucosporées (KUHNER 1926; YEN 1949).

Au stade **0h**, les spores peuvent se détacher des lames hyméniales, en relation avec l'ouverture et la liquéfaction progressive du chapeau.

Remarque : On sait (cf. introduction) que la morphogenèse des carpophores et la sporogenèse peuvent se dérouler normalement sous éclairement ininterrompu, à 25°C, quand les cultures subissent un obscurcissement convenable, par exemple 12 heures d'obscurité après 3,5 jours d'illumination (fig. 6). On verra ci-après que la caryogamie et les autres étapes de la méiose se produisent de manière sensiblement similaire. Toutefois, au «stade de sensibilité à l'obscurité» ainsi obtenu sous éclairement ininterrompu, un certain nombre de basides présentent un noyau de fusion, pratiquement jamais observé au stade – **36h**, sous régime 12.12.

2) INFLUENCE DE LA LUMIERE ET DE L'OBSCURITÉ SUR LE DÉCLENCHEMENT DE LA CARYOGAMIE DE PRIMORDIUMS N'AYANT PAS ATTEINT LE STADE DE SENSIBILITÉ A L'OBSCURITÉ (Fig. 3).

Après 3 jours sous régime photopériodique (L,O : 12,12), les primordiums sont généralement au **stade – 48h**, ce stade étant évidemment observé en début de photopériode. Tout comme au **stade – 36h** ultérieur (stade de sensibilité à l'obscurité), les cellules hyméniales présentent uniquement des jeunes basides binucléées. Nous savons de longue date, que, au **stade – 48h**, les primordiums n'ont pas encore atteint le stade de sensibilité à l'obscurité : un éclairement complémentaire reste indispensable, une photopériode d'une durée de 12 heures convenant (MANACHERE 1967). L'obscurcissement de cultures porteuses d'ébauches de carpophores au **stade – 48h** (ou à des stades encore plus jeunes) détermine un allongement des stipes sans augmentation du diamètre de leur section et avec arrêt corrélatif de l'évolution des chapeaux. Si le séjour à l'obscurité persiste, les primordiums avortent sous une forme que nous qualifions d'étiolée, à pieds grêles et chapeaux punctiformes (MANACHERE 1967) - (Fig. 5 C).

Nous avons vérifié au plan cytologique, que indépendamment de l'étiolement des stipes, les cellules hyméniales n'évoluent pas et demeurent au stade binucléé, caractéristique du **stade – 48h**, tant que les ébauches de carpophores demeurent à l'obscurité. L'évolution cytologique des jeunes basides apparaît donc, en pratique, comme très intimement liée à l'évolution morphologique générale des chapeaux.

Mais, dans la mesure où les cultures sont de nouveau soumises au régime photopériodique de référence avant avortement des primordiums (par exemple après un séjour surnuméraire de 24 ou même 48 heures à l'obscurité, Fig. 3), non seulement la morphogenèse des carpophores reprend normalement, mais également le déroulement de la méiose et la sporogenèse consécutive. C'est-à-dire que, dès la reprise de l'éclairement, les noyaux des basides entrent dans une période d'activité méiotique visible : la chromatine s'organise, les chromosomes s'individualisent, 12 heures après la reprise de l'éclairement la caryogamie débute dans la population de basides. Le fait remarquable est que l'ensemble des évènements, tant morphologique que cytologique, demeure «programmé» comme dans les témoins : le passage obscurité-lumière correspondant au **stade**

— **48h** dans le cas normal (cultures témoins, cf. fig. 2) ou résultant d'un obscurcissement prolongé (cf. fig. 3) détermine l'épaississement des stipes, le développement morphologique des chapeaux, la méiose et la sporogenèse dans les délais analogues de 48 heures, sans différence notable. La seule variation étant dans le fait que les carpophores ayant séjourné excessivement à l'obscurité à compter du **stade —48h** présentent à leur base une pseudorhize, conséquence de leur étiolement en l'absence de lumière.

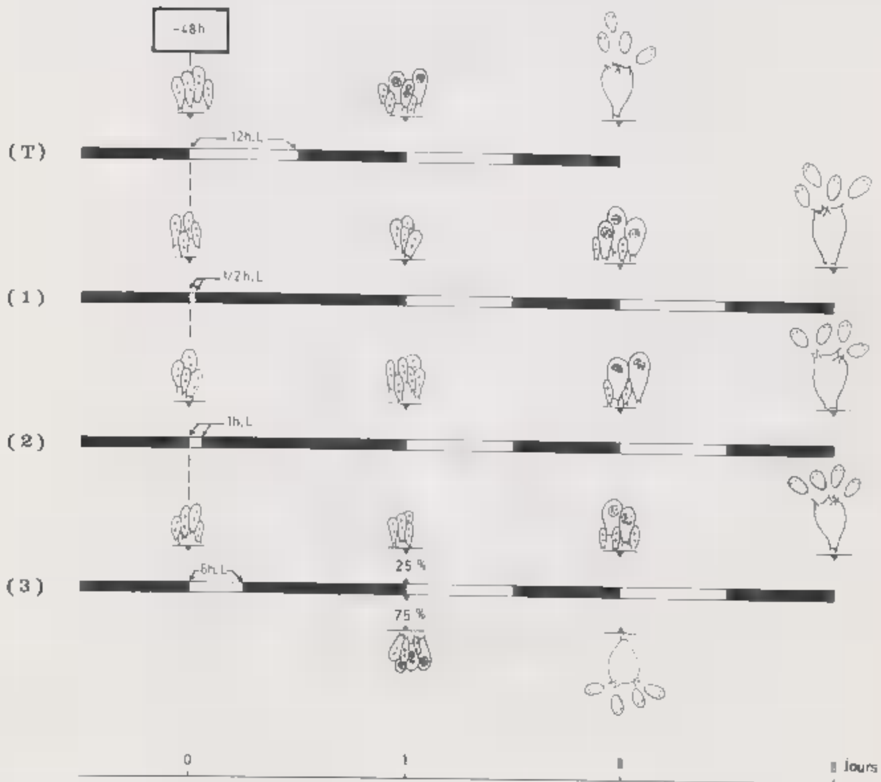


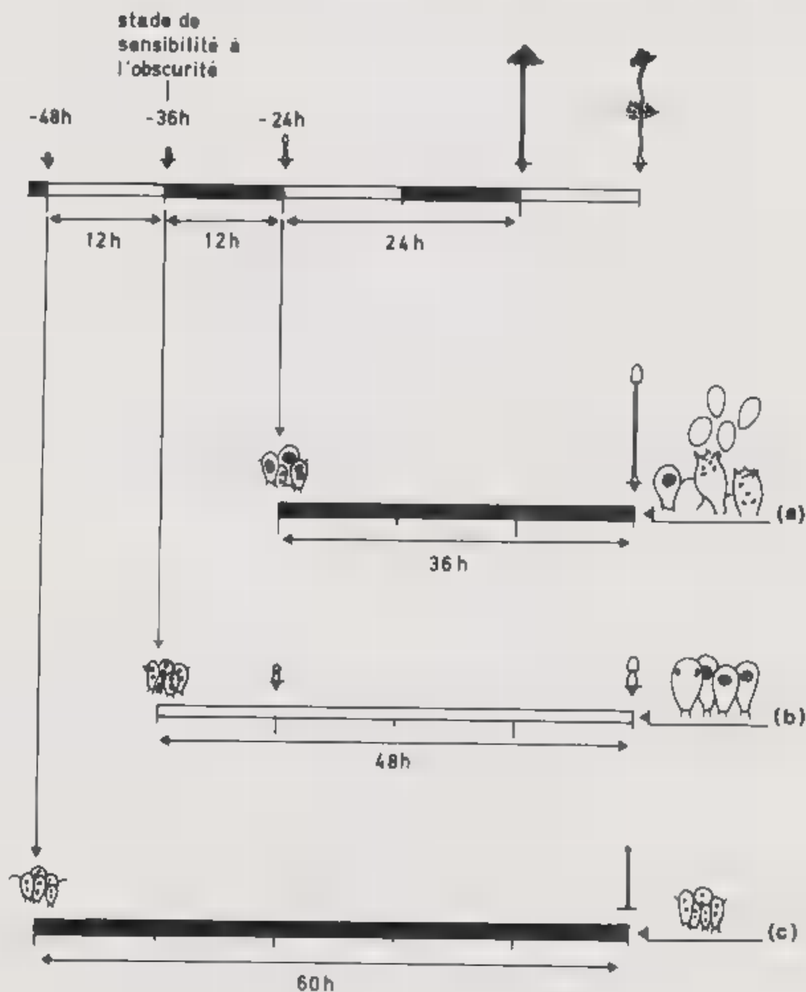
Fig. 4 : Essai d'évaluation de la durée minimale d'éclairement nécessaire à l'accomplissement de la phase photo-stimulée de précaryogamie : — 1/2 h et 1 h de lumière données au stade — 48h ne suffisent pas pour initier la caryogamie; — 6 h de lumière données au stade — 48h ne permettent pas à toutes les cultures l'initiation de la caryogamie.

Le problème se pose de savoir si la durée de l'étape de préfusion, qui [redacted] révèle être photodépendante, pourrait être réduite tout en permettant la caryogamie. Il a été établi (fig. 4) que 1/2 h et 1 h de lumière ne suffisent pas pour permettre la fusion nucléaire, tandis que 6 heures de lumière permettent à plus de la moitié des cultures de présenter des carpophores allant à terme dans un délai normal

(Fig. 4). Des études ultérieures devraient permettre de préciser les conditions d'éclairement permettant aux primordiums au **stade – 48 h** de franchir l'étape précédant la méiose, la caryogamie, en recherchant la durée de cette étape préméiotique photodépendante.

3) PERTURBATION DE LA MÉIOSE PAR NON-ACCOMPLISSEMENT DE LA «PHASE PHOTO-INHIBÉE». (Fig. 5 b).

La suppression de tout obscurcissement à compter du stade de sensibilité à l'obscurité, à 25°C, détermine un blocage morphogénétique caractéristique, et empêche en particulier l'allongement des pieds des carpophores ainsi que l'ouverture et l'autolyse des chapeaux. Au plan méiotique, cette perturbation



du régime photopériodique n'empêche pas en pratique la fusion nucléaire, ni ne semble la retarder (en effet après 4,5 jours de lumière continue pratiquement toutes les basides présentent un noyau de fusion). Toutefois, l'évolution de la méiose au-delà de la caryogamie est strictement dépendante de l'accomplissement de la **phase photo-inhibée**, fonction de l'obscurcissement nécessaire et suffisant usuellement subi par les cultures à compter du **stade — 36h** sous régime L,O : 12,12. La méthode des étalement utilisée sur des carpophores s'étant développés pendant 5 jours en lumière continue nous a permis de noter que la grande majorité des basides étaient bloquées en prophase I de la méiose, quelques unes - peu nombreuses - atteignent le stade métaphase I ou même la fin

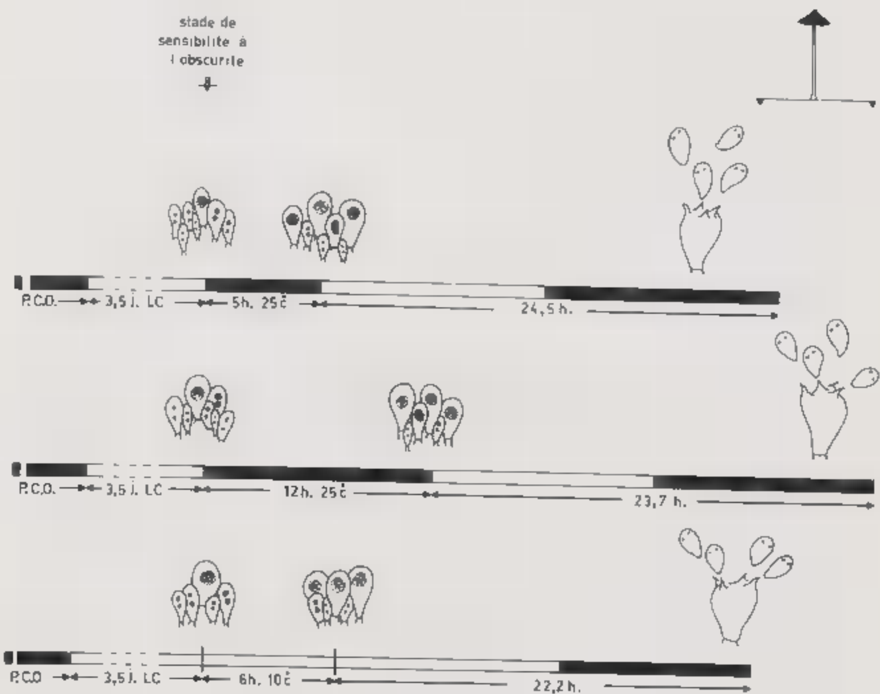


Fig. 5 : Influence des conditions d'éclairage sur la morphologie générale des carpophores de *Coprinus congregatus* et sur l'évolution cytologique corrélative des basides. (a) - Le non-accomplissement de la 2ème phase photo-stimulée entraîne une perturbation de l'achèvement de la méiose. (b) - Le non-accomplissement de la phase photo-inhibée aboutit à un blocage de la méiose ▬ stade «noyau de fusion». (c) - Le non-accomplissement de la phase photo-stimulée de préfusion empêche l'induction de la caryogamie.

Fig. 6 : Étude comparée de l'évolution de la méiose à partir du stade de sensibilité à l'obscurité obtenu en LL (Lumière continue) : — suite à ▬ scotophase réduite à 5 h à 25°C; — suite à une scotophase de 12 h à 25°C; — quand la scotophase est remplacée par un abaissement thermique, soit 6 h à 10°C.

de la première division méiotique, rarement la 2ème division (avec dans ce cas apparition des stérigmates).

4) PERTURBATION DE LA MÉIOSE PAR NON-ACCOMPLISSEMENT DE LA «2ème PHASE PHOTO-STIMULÉE» (Fig. [illegible] a).

La suppression de tout éclairage à compter du stade – **24h**, donc après accomplissement de la **«phase photo-inhibée»**, conduit à l'avortement des carpophores sous une forme caractéristique à pied allongé et chapeau non ouvert et peu sporifère. Les hyméniums ainsi obtenus peuvent présenter, en proportions variables selon les cas, des basides à tous les stades possibles d'évolution (1 à 4 noyaux; stérigmates avec spores plus ou moins évoluées et très rarement nucléées).

On retiendra essentiellement que l'obscurité permettant l'accomplissement de la **phase photo-inhibée** du développement des carpophores permet à la fois le grand allongement terminal des pieds et l'évolution normale de la méiose au delà de la caryogamie. L'éclairage permettant l'accomplissement de la 2ème phase photo-stimulée conditionne à la fois l'achèvement de la méiose et la production de spores binucléées ainsi que l'ouverture et l'autolyse des chapeaux.

L'évolution cytologique des cellules hyméniales et l'évolution morphologique des carpophores sont donc déterminées corrélativement par les conditions d'éclairage.

5) ÉTUDE COMPARATIVE DE L'INFLUENCE DE L'OBSCURITÉ ET D'UN ABAISSEMENT DE LA TEMPÉRATURE SUR LA MÉIOSE DE PRIMORDIUMS AYANT ATTEINT LE STADE DE SENSIBILITÉ A L'OBSCURITÉ (Fig. 6).

On sait que, au «stade de sensibilité à l'obscurité», la morphogenèse des carpophores se poursuit normalement dans la mesure où les cultures subissent soit un obscurcissement de durée convenable (5 heures, au minimum, à la température de 25°C) soit un abaissement thermique d'amplitude et de durée convenable (exemple : chute de 25 à 10°C pendant 6 heures au minimum). Suite à ce traitement inducteur, les cultures doivent être éclairées pour que s'accomplisse la 2ème phase photo-stimulée. Le stade de maturité (dit usuellement **stade 0h** à25°C) étant observé environ 24 heures après la fin du traitement inducteur.

Au plan cytologique, on retiendra que les évènements méiotiques et la sporogenèse corrélative se déroulent de manière sensiblement analogue, quels que soient les traitements inducteurs pratiqués dans les expériences rapportées ici, à savoir obscurcissement d'une durée de 5 à 12 heures, ou abaissement thermique de 25 à 10°C d'une durée de 6 heures. **Dans les 3 cas envisagés l'évolution morphogénétique et l'évolution méiotique puis sporogénétique corrélatives restent indissociées et semblent relever des mêmes déterminismes.**

IV. – DISCUSSION

Les résultats rapportés ci-dessus confirment que l'évolution cytologique des hyméniums, du point de vue de la méiose et du point de vue de la sporogenèse consécutive est liée au développement général du chapeau. Toutefois, il ne nous semble pas possible, dans l'état actuel des données expérimentales, de préjuger des relations éventuelles de cause à effet entre les divers phénomènes simultanés ou consécutifs au cours de la morphogenèse des carpophores de *C. congregatus*. Ainsi, a-t-on pu noter, en particulier, que les relations temporelles des divers phénomènes morphologiques et cytologiques observés sous régime photopériodique L,O : 12,12 semblent constantes et se retrouvent pratiquement inchangées, quand le développement des carpophores est artificiellement retardé mais non empêché de manière irréversible. C'est ainsi que le non achèvement de la 1ère phase photo-stimulée par un obscurcissement supplémentaire au **stade – 48h** conduit au maintien des jeunes basides au stade binucléé : en pratique, c'est l'ensemble du chapeau des primordiums qui demeure à un stade physiologique «– **48h**» (Fig. 5 b). En effet, (Fig. 3) la reprise du régime photopériodique détermine une maturation normale des primordiums encore viables, ceci dans les 48 heures. Le fait que la fusion ne puisse avoir lieu si on garde à l'obscurité des cultures au stade – **48h**, et que, par contre, 12 heures de lumière données à ces mêmes cultures permettent la caryogamie, prouve que la fusion nucléaire est précédée par une étape photo-dépendante, indispensable à l'initiation de la méiose. Plusieurs auteurs (ROSSEN et WESTERGAARD 1966 sur un discomycète *Neotiella rutilans* - LU 1975 sur *C. lagopus* - IYENGAR et al. 1977 sur *Neurospora crassa*) ont étudié par microspectrophotométrie et par des études cinétiques d'incorporation de 32 P l'évolution du taux d'ADN dans le noyau des basides, et montré que la phase S de réplication de l'ADN préméiotique précédait la caryogamie. Chez *C. lagopus* (LU 1974 a et b) la lumière est nécessaire à la différenciation des cellules hyméniales conduisant à la méiose. Les 6-7 heures avant la caryogamie correspondent à une étape d'initiation de la méiose dont les 2 premières heures seraient sensibles à la température en lumière continue; l'inhibition de la caryogamie dans les conditions restrictives peut être levée par l'obscurité. Ce minimum de 2 heures correspondrait à l'initiation de tous les sites de réplication dans la population de basides (LU et JENG 1975). Notre matériel *C. congregatus* serait, lui, photodépendant pour cette période précaryotique - sans doute de réplication de l'ADN - pendant une durée qui reste à déterminer. Des études microspectrophotométriques seraient à conduire pour préciser les limites temporelles de cette réplication. Une fois la caryogamie accomplie, *C. congregatus* a besoin d'obscurité pour que le processus méiotique puisse continuer.

Le non-accomplissement de la phase photo-inhibée par excès d'éclairement permet la caryogamie mais bloque les basides au stade «noyau de fusion», dans des pourcentages variables selon la durée de l'éclairement surnuméraire au delà du **stade – 36h**. L'application d'un obscurcissement convenable, ou d'un refroi-

dissement d'efficacité équivalente, lève l'état d'inhibition et rend possible la poursuite de la méiose au delà de la caryogamie, dans la mesure où la **2ème phase photo-stimulée** peut s'accomplir : le non-accomplissement de cette dernière phase empêche non seulement l'ouverture et l'autolyse normales des chapeaux, mais également une sporogenèse et une sporulation abondantes, ceci en relation avec une méiose le plus souvent perturbée (Fig. 5).

Il convient de souligner que les perturbations diverses, dues soit à des éclairements excessifs soit à des obscurcissements excessifs se manifestent non seulement au niveau des chapeaux de *C. congregatus* (développement général; méiose; sporulation ...) mais atteignent aussi les stipes (Fig. 5) ... Le problème reste entier de savoir si la lumière, tant par excès que par défaut, agit de façon déterminante sur l'un des phénomènes observés pratiquement simultanément (épaississement et élongation des stipes; maturation générale des chapeaux; évolution méiotique ...). La reconnaissance d'un «phénomène clé», à supposer qu'elle soit possible, permettrait de progresser dans la connaissance des corrélations intervenant dans le contrôle de la morphogenèse et de la sporogenèse des carpophores des Basidiomycètes. On sait actuellement que si les stipes «transmettent» aux chapeaux des aliments provenant du substrat nutritif et du mycélium originel, leur élongation n'en est pas moins sous le contrôle de substances élaborées au niveau des lamelles hyméniales (BRET 1977 et cf. mise au point : MANACHERE et al. sous presse). D'autres travaux restent à accomplir pour répondre clairement à la question posée.

Quoiqu'il en soit, il apparaît particulièrement utile de connaître le déroulement des phénomènes méiotiques, parallèlement aux autres phénomènes physiologiques caractérisant la morphogenèse des carpophores de champignons supérieurs. Cette connaissance assurera, d'une part, une approche plus intime de cette morphogenèse, dont la méiose est partie intégrante, sinon déterminante, et, d'autre part, apportera, compte-tenu de la bonne synchronisation de l'évolution des cellules hyméniales des Coprins, d'excellents repères du degré d'évolution des carpophores, y compris sur le plan temporel.

L'étude comparative de l'influence de l'obscurité et d'un abaissement de température sur la méiose dont les principaux résultats sont rapportés au paragraphe III, 5 de cette publication découle de travaux de R. DURAND et J.C. ROBERT relatifs aux influences des interactions des facteurs «lumière» et «température» sur la fructification de *C. congregatus*. Nous les remercions très vivement pour leur étroite collaboration au cours de l'ensemble de nos expériences et pour leurs utiles suggestions pendant la rédaction de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

BOIDIN J., 1954 — Étude biotaxinomique sur les Hydnés résupinés et les Corticiés. Étude spéciale du comportement nucléaire des mycéliums. Thèse, Fac. Sci. Lyon.

BRET J.P., 1977 — Respective role of cap and mycelium on stipe elongation of *Coprinus congregatus*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 68 : 363-369.

DURAND R. et ROBERT J.C., 1980 — Interactions entre les facteurs lumière et température dans le contrôle de la morphogenèse des carpophores du champignon basidiomycète *Coprinus congregatus*. *Physiol. Vég.* 18 : 131-145.

IYENGAR G.A.S., DEKA P.C., KUNDU S.C., SEN S.C., 1977 — DNA synthesis in course of meiotic development in *Neurospora crassa*. *Genet. Res.*, 29 : 1-8.

KAMADA T., KURITA R. et TAKEMARU T., 1978 — Effects of light on basidiocarp maturation in *Corpinus macrorhizus*. *Plant Cell Physiol.* 19 : 263-275.

KUHNER R., 1926 — Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacées. Thèse, Fac. Sci. Paris.

LU B.C., 1967 — Meiosis in *Coprinus lagopus* : a comparative study with light and electron microscopy. *J. Cell Sci.* 2 : 529-536.

LU B.C., 1972 — Dark dependence of meiosis at elevated temperature in the Basidiomycete *Coprinus lagopus*. *J. Bacteriol.* 111 : 833-834.

LU B.C., 1974 a — Meiosis in *Coprinus* : V. The role of light on basidiocarp initiation, mitosis and hymenium differentiation in *Coprinus lagopus*. *Can. J. Bot.* 52 : 299-305.

LU B.C., 1974 b — Meiosis in *Coprinus* : VI. The control of the initiation of meiosis. *Can. J. Gen. Cytol.* 16 : 155-164.

LU B.C. and JENG D.Y., 1975 — Meiosis in *Coprinus* : VII. The prekaryogamy S-phase and the postkaryogamy DNA in *C. lagopus*. *J. Cell Sci.* 17 : 461-470.

MANACHERE G., 1967 — Déroulement de la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. en relation avec les conditions d'éclairement. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 83 : 257-285.

MANACHERE G., 1968 — Influence des conditions d'éclairage sur le déroulement des phénomènes cytologiques au cours de la sporogenèse de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. *C. R. Acad. Sci. Série D (Paris)* 267 : 2111-2114.

MANACHERE G., 1970 — Recherches physiologiques sur la fructification de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. : action de la lumière; rythme de production de carpophores. *Ann. Sci. Nat. Bot. et Biol. Vég. (Paris)* 12e série 11 : 1-95.

MANACHERE G., 1978 — Morphogenèse des carpophores de Basidiomycètes supérieurs. *Rev. Mycol.* 42 : 191-252.

MANACHERE G., 1980 — Conditions essential for controlled fruiting of macromycetes. A review. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 75 : 255-270.

MANACHERE G., ROBERT J.C., DURAND R., BRET J.P., et FEVRE M. (sous presse) — Differentiation in the Basidiomycetes. Chap. 16, *in* Fungal differentiation : A contemporary synthesis, J.E. SMITH éd., Marcel Dekker Inc., New York.

ROBERT J.C., 1971 — Effet favorable d'une période froide sur la maturation de carpophores de *Coprinus congregatus* Bull. ex Fr. inhibés par un éclairement continu. *C. R. Acad. Sci. Série D (Paris)* 273 : 154-157.

ROBERT J.C. et DURAND R., 1979 — Light and temperature requirements during fruit-body development of a basidiomycete mushroom, *Coprinus congregatus*. *Physiol. Plant.* 46 : 174-178.

ROSSEN J.M. and WESTERGAARD M., 1966 — Studies on the mechanism of crossing-over. II. Meiosis and time of meiotic chromosome replication in the Ascomycete *Neottiella rutilans* (Fr.) Dennis. *Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg.* 35 : 233-260. (Cités dans ZICKLER D., 1973).

YEN H.C., 1949 — Contribution à l'étude de la sexualité et du mycélium des Basidiomycètes saprophytes. Thèse Sci. Lyon. *Ann. Univ. Lyon, section C* 6 : 5-157.

ZICKLER D., 1973 — La méiose et les mitoses au cours du cycle de quelques Ascomycètes. Thèse Sc. Paris-Sud, Centre d'Orsay.

PSEUDOGYMNOASCUS DENDROIDEUS LOCQUIN-LINARD, NOUVELLE ESPECE DE GYMNASCALE (ASCOMYCETES) COPROPHILE D'AFRIQUE DU NORD

par Monique LOCQUIN-LINARD*

RÉSUMÉ. — Description, illustration et diagnose latine de *Pseudogymnoascus dendroideus*, nouvelle espèce isolée de bouses de vache récoltées près de la Calle, Algérie (Afrique), caractérisée par la plus grande taille de ses ascospores et par ses appendices abondamment ramifiés.

SUMMARY. — A new species of *Pseudogymnoascus, Pseudogymnoascus dendroideus* is described and illustrated. The new species was isolated from cow dung collected near La Calle, Algeria (Africa), and is characterized by large ascospores and ramose appendages.

Parmi les champignons coprophiles récoltés dans la zone méditerranéenne, nous avons isolé une gymnascale qui ne semble pas avoir été décrite et pour laquelle nous proposons le nom : *Pseudogymnascus dendroideus* Locquin-Linard sp. nov., à cause de ses appendices ramifiés.

Pseudogymnoascus dendroideus Locquin-Linard sp. nov.

Diagnose latine :

Ascomycetes, Gymnascales. Gymnocarpus 150-230µm diametro, griseus; hyphae peridii rigidae, laeves, anastomosantes; appendiculis hypharum dendroideis, 1,5-3µm diametro. Asci sphaero-pedonculati, carpus 10-12 x (8) 9-10µm, pedoncule 5-13 x 2-3µm, hexa- vel octospori, ■ dangeardiae nascentes. Ascosporae 6-7 x 4,5-5 x 3-3,5µm, rufae, subellipsoideae leviter aplanatae, leves,

* Laboratoire de Cryptogamie. MNHN, 12 rue Buffon, F 75005 Paris. L.A. 257 (CNRS).

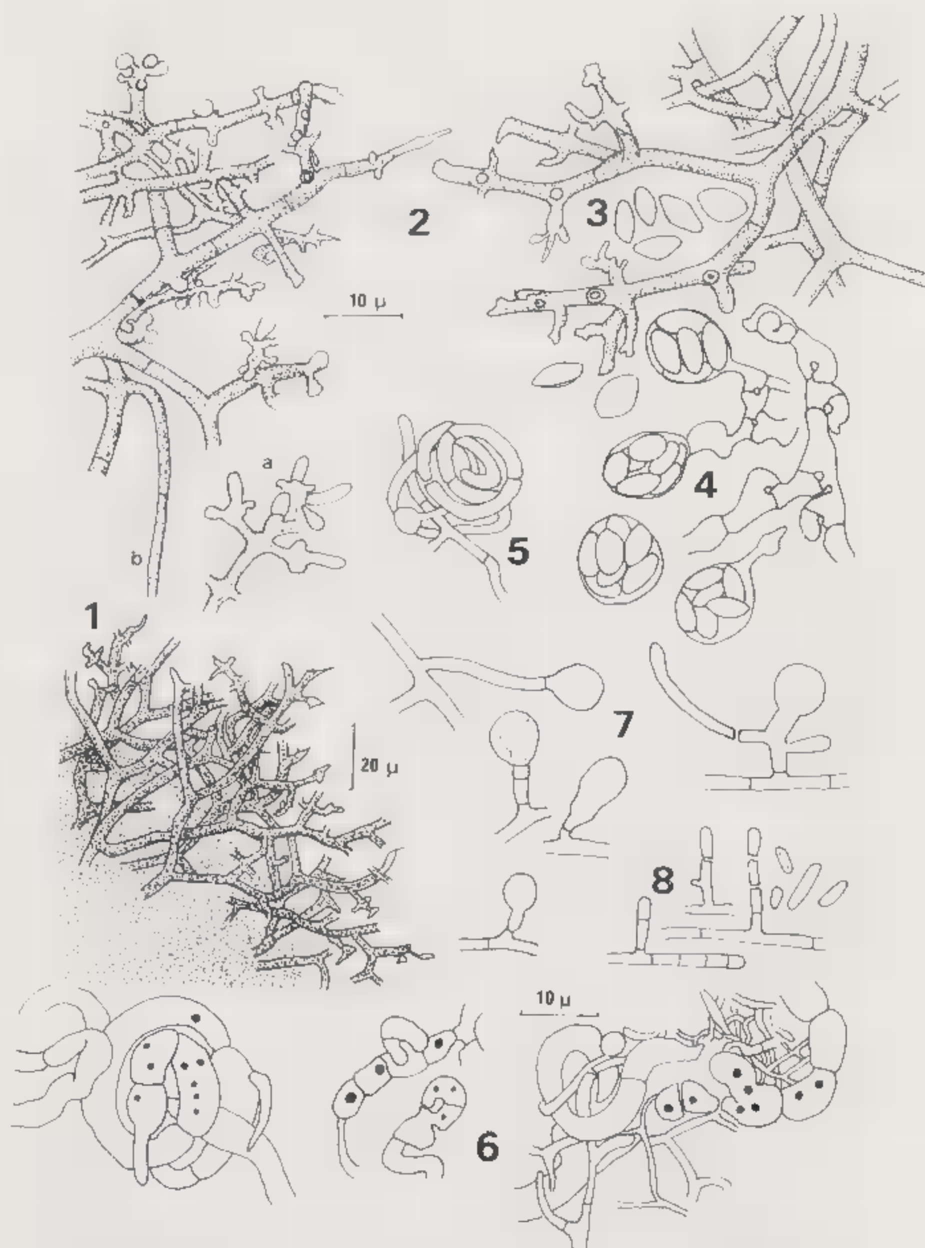


Fig. 1 à 8 : *Pseudogymnoascus dendroideus*. — 1 : Gymnocarpe. 2 : Péridium, réseau et appendices; a, extrémités arrondies ■ peu colorées d'un jeune appendice; b, filament cassé qui unissait deux gymnocarpes. 3 : Ascospores prisonnières des appendices. 4 : Asques et crochets «dangeardiens». 5 : Filament ascogène, on notera la présence d'une aleurie. 6 : Filaments ascogènes à différents stades de développement, les noyaux sont figurés ■ noir (préparation par écrasement, coloration : carmin acétique). 7 : Aleuries. ■ : Arthrospores.

sub MEB rugatae. Aleuriae 5-7µm diametro, arthrosporaeque 2,5-7 x 1,5-2µm, hyalinae.

Holotypus : in stercore vaccae. La Calle, Algeria, Africa. PC ac Mycotheca nº 3320.

Ab aliis speciebus ***Pseudogymnoasci*** *differt ascosporis majoris ac pilis dendroideis.*

En culture, sur milieu gélosé à 1,5 % d'extrait de malt, à la température du laboratoire, la colonie atteint un diamètre de 25-30 mm en 20 jours. Elle est d'abord cotonneuse blanchâtre, puis la présence dans le mycélium aérien de jeunes gymnocarpes la fait paraître grisâtre avec un revers gris foncé. Un exudat hyalin ou jaune clair peut être secrété. Les filaments mycéliens nombreux, hyalins, ramifiés, septés, assez irréguliers, parfois ampuliformes au niveau des cloisons, sont peu chromophiles dans le bleu lactique et le lacto-fuchsine (Carmichael 1955). Rapidement naissent sur des filaments latéraux de longueur variable, de petites vésicules globuleuses, plus chromophiles que le mycélium, lisses, hyalines, de 5-7µm de diamètre qui semblent être des aleuries (fig. 7). Le carmin acétique les colore uniformément en rouge brun. Plus tard, les extrémités de certaines hyphes non différenciées [illegible] segmentent au niveau des cloisons donnant naissance à de petites arthrospores de 2,5-7 x 1,5-2µm à un ou deux globules (fig. 8). D'après les travaux de SIGLER et CARMICHAEL (1976) et van OORSCHOT (1980), cette forme peut être classée dans le genre *Geomyces* TRAAEN (1914).

Malgré les nombreux prélèvements que nous avons faits, nous n'avons pas pu définir clairement la formation des primordiums. Nous avons pu constater que les aleuries peuvent, mais pas forcément, être incorporées dans la pelote formée par des filaments ascogènes (fig. 5).

Les gymnocarpes bien différenciés, 150-230µm (appendices compris), noyés dans le mycélium, isolés ou groupés, à maturation lente, gris globuleux, ont un péridium composé d'un réseau de filaments de diamètre variant de 1,5 à 3µm, brun, rigides, à paroi épaisse et lisse, septés, généralement non enflés au niveau des cloisons, ramifiés, anastomosés. Les appendices de même nature que le gymnocarpe et d'un seul type (fig. 1 et 9), nombreux, régulièrement répartis, dendroïdes, à extrémités arrondies, peu colorées, à paroi fine, fragile et lisse, se cassent ou se collapsent très facilement (fig. 2, 10 à 12). Les gymnocarpes peuvent être unis entre eux par quelques rares filaments qui ressemblent à de longs poils, ces filaments sont souvent cassés (fig. 2 b). Sur un milieu mal adapté, les appendices sont moins ramifiés.

Les asques nombreux, hexa ou octosporés, m. sp. 10-12 x (8) 9-10µm), à paroi fine et évanescente se forment sans ordre apparent à partir de crochets «dangeardiens». Jeunes, ils ont un pied mince de 5-13 x 2-3µm, qui disparaît les faisant paraître globuleux ou elliptiques (fig. 4).

Les ascospores, unicellulaires, elliptiques-fusiformes 6-7 x 4,5-5 x 3-3,5µm , un peu aplaties, sans pore germinatif, à paroi épaisse, à contour légèrement

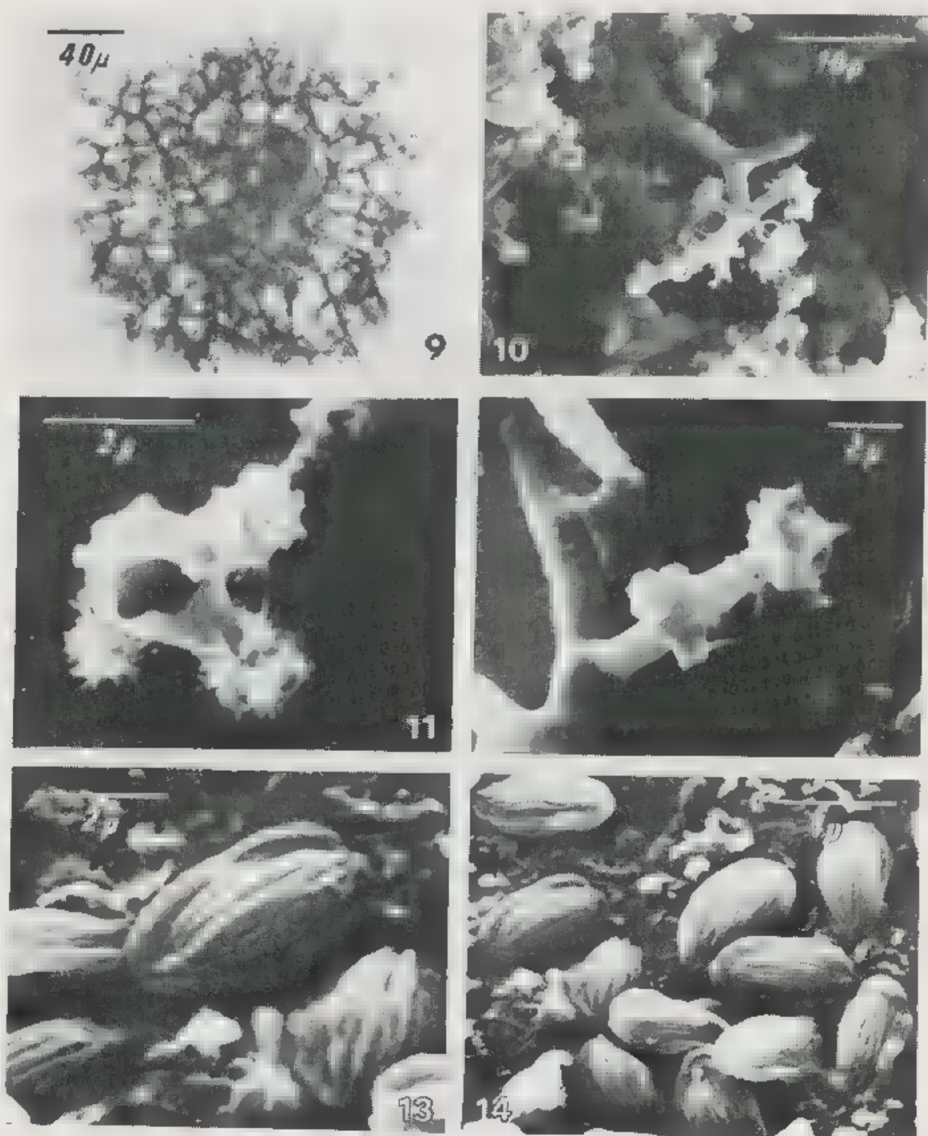


Fig. 9 à 14 : *Pseudogymnoascus dendroideus*. — 9 : Gymnocarpe au microscope photonique. 10 à 12 : Péridium et appendices, on notera qu'ils se cassent très facilement. 13 et 14 : Ascospores côtelées longitudinalement avec une côte équatoriale un peu plus volumineuse (photos 10 à 14 (M.E.B.), matériel non fixé).

irrégulier, paraissent lisses au microscope photonique (fig. 3) mais nettement côtelées longitudinalement au microscope à balayage avec une côte équatoriale

un peu plus volumineuse (fig. 13 et 14). Jaune clair par transparence, orangé roux en masse, elles restent, à maturité, prisonnières du gymnocarpe.

Ce champignon a été isolé sur bouses de vache (lot 272) récoltées en Afrique : Algérie, département de Constantine, pointe Sud du Lac Melah près de La Calle, en Août 1971 par J.-P. Thomas que nous remercions vivement. Holotype PC et Mycothèque n° 3309.

Les auteurs von ARX (1971) et ORR et KUEHN (1971) s'accordent à considérer comme primordiale la forme et l'ornementation des ascospores des Gymnascales pour leur classification, caractères plus stables que la morphologie des carpes et de leurs appendices, mais difficiles à interpréter du fait de la petite taille des ascospores.

Les quatre genres à ascospores fusiformes-elliptiques côtelées généralement retenus sont : *Byssoascus* von Arx (1971) et *Eidamella* Matruchot et Dassonville (1901) à gymnocarpes peu différenciés ou absents; *Myxotrichum* Kunze (1823) (*Toxotrichum* Orr and Kuehn (1964) inclus) et *Pseudogymnoascus* Raillo (1929) à gymnocarpes formés d'un réseau bien organisé à filaments anastomosés.

Nous classons *Pseudogymnoascus dendroideus* dans le genre *Pseudogymnoascus* en raison de la structure des appendices du gymnocarpe à extrémités arrondies et fragiles, caractères qui paraissent signalétiques du genre comme la clef de von ARX (1981) le fait ressortir.

Quatre autres espèces ont été classées dans ce genre : *P. bhattii* Samson (1972), *P. caucassicus* Cejp et Milko (1966), *P. roseus* Raillo 1929 (= *Gymnoascus rhousiogongylinus* Werner and Cain (1970) d'après Samson (1972) et *P. vinaceus* Raillo (1929). Les auteurs qui les ont étudiées ne sont d'accord ni sur l'espèce type, ni sur les synonymies.

Le Dr. von ARX nous a aimablement transmis les souches de *P. roseus* (= *P. vinaceus*) n° 320.62 et *P. roseus* n° 395.65, nous l'en remercions vivement. L'absence de fructifications, en culture, ne nous a pas permis de refaire une étude approfondie de ces taxons comme nous l'avions projeté.

De toute façon, si *Pseudogymnoascus dendroideus* se rapproche de *P. roseus* et *P. bhattii* par la formation de ses primordiums, comparaison faite avec les illustrations de SAMSON (1972) il diffère de toutes les espèces du genre par ses appendices dendroïdes et ses ascospores plus grandes.

Les photos au MEB ont été faites avec la collaboration technique de M. Diop que nous remercions vivement.

BIBLIOGRAPHIE

ARX J.A. von, 1971 — On *Arachniotus* and related genera of the *Gymnoascaceae*. *Persoonia* 6 : 371-380.

ARX J.A. von, 1981 — The genera of fungi sporulating in pure culture. J. Cramer éd. Vaduz, 424 p., 99 pl.

CARMICHAEL J.W., 1955 — Lacto-fuchsin : a new medium for mounting Fungi. *Mycologia* 47 : 611.

CEJP K. and MILKO A.A., 1966 — Genus *Pseudogymnoascus* Raillo *(Gymnoascaceae)*. *Ceska Mykol.* 20 : 160-163, 3 fig.

KUEHN H.H., 1958 — A preliminary survey of the *Gymnoascaceae* I. *Mycologia* 50 : 417-439.

KUNZE G., 1823 — Einige neue oder verkannten Pilzgattungen und Arten. X. *Myxotrichum*. *Myk.* 2 : 108-110.

MATRUCHOT L. et DASSONVILLE Ch., 1901 — *Eidamella spinosa*, dermatophyte produisant des périthèces. *Bull. Soc. mycol. de Fr.* 17 : 123-132, pl. V, h. t.

OORSCHOT C.A.N. van, 1980 — A revision of *Chrysosporium* and allied genera. *Studies in Mycology* 20, 99 p., 36 fig., 1 pl.

ORR G.F., 1979 — The genus *Pseudogymnascus*. *Mycotaxon* 8 : 165-173, 5 fig.

ORR G.F. and KUEHN H.H., 1964 — A re-evaluation of *Myxotrichum spinosum* and *M. cancellatum*. *Mycologia* 56 : 473-481, 12 fig.

ORR G.F. and KUEHN H.H., 1971 — Notes on *Gymnoascaceae* I. A review of eight species. *Mycologia* 63 : 191-203.

RAILLO A., 1929 — Beiträge zur Kenntnis der Boden-Pilze. *Ctrbl. Bakter u. Parasitenkunde*, 2 abt., 78 : 515-524, 8 fig.

SAMSON R.A., 1972 — Notes on *Pseudogymnoascus*, *Gymnoascus* and related genera. *Acta Bot. Neerl.* 21 : 517-527, 1 fig.

SIGLER L. and CARMICHAEL J.W., 1976 — Taxonomy of *Malbranchea* and some other Hyphomycetes with arthroconidia. *Mycotaxon* 4 : 349-488, 22 fig.

TRAAEN A.E., 1914 — Untersuchungen über Bodenpilze aus Norwegen. *Nytt. Mag. Naturvidensk* 52 : 19-121.

WERNER H.M. and CAIN R.F., 1970 — New species of *Chaetomium* and *Gymnoascus*. *Canad. J. Bot.* 48 : 325-327, 2 fig.

TABLES DU TOME 3 – 1982

JANV 1983



COLLOQUE INTERNATIONAL
du CNRS N° 258

**ÉCHANGES IONIQUES TRANSMEMBRANAIRES
CHEZ LES VÉGÉTAUX
TRANSMEMBRANE IONIC EXCHANGES IN PLANTS**

org. : G. Ducet, R. Heller, M. Thellier
Universités de Rouen et Paris VII - 5-11 juillet 1976

● analyse des modèles théoriques ■ recherche des couplages métaboliques ou autres ● études électrophysiologiques ● cas particulier des transferts d'anions et de molécules organiques ■ localisation d'ions et aspects structuraux et moléculaires ■ intervention d'échanges ioniques dans les régulations intercellulaires

■ kinetic and thermodynamic considerations, model systems
● metabolic and other couplings, ATPases
● particular features of anionic transfers
● electrophysiology of the ionic transfer
● absorption of organic molécules
● localization, molecular and structural aspect of the transfers
● interference of the transmembrane transfers in other processes than absorption
● ion exchanges in cell organites
(69 communications dont 64 en anglais et 5 en français)

21 × 29, 7 - 608 pages - broché **[redacted] F**
286 fig. - 89 tabl. - 30 phot.
ISBN 2-222-02021-2
(co-édition CNRS-Université de Rouen)

Editions du CNRS
15 quai Anatole France. 75700 Paris

CCP Paris 9061-11 - Tél. 555.92 25

M. ______________________
profession ______________________
adresse ______________________
achète le livre ______________________

chez son libraire ☐
■ défaut aux Éditions du CNRS (chèque joint) ☐
et demande votre documentation
☐ Sciences humaines
☐ Sciences exactes et naturelles
☐ Trésor de la langue Française
☐ Revue de l'Art